

6. BIOLOGIE DES THONS

par

P. Cayre, J.B. Amon Kothias, T. Diouf et J.M. Stretta

6.1 THONIDES MAJEURS : ALBACORE, LISTAO, PATUDO.

6.1.1. Reproduction des thonidés majeurs: albacore, listao, patudo

6.1.1.1. Introduction

La reproduction est le phénomène physiologique fondamental par lequel une espèce assure sa pérennité. Les modalités générales de la reproduction peuvent différer d'une espèce à l'autre ; par ailleurs des variantes d'une modalité donnée de reproduction peuvent parfois apparaître au sein d'une même espèce en réponse à des conditions particulières de l'environnement au sens large du terme.

Pour des espèces pélagiques océaniques hautement migratrices comme l'albacore (Thunnus albacares), le listao (Katsuwonus pelamis) et le patudo (Thunnus obesus), il importe tout d'abord de définir les modalités générales de la reproduction (taille à la première maturité, périodes et zones de ponte, nombre de pontes, fécondité etc...) avant d'essayer d'en connaître les variantes spécifiques potentielles. Cette approche synthétique est bien entendu imparfaite et demande à être complétée par des études ponctuelles des variantes que peuvent introduire, dans un schéma reproducteur donné, la pêche, des variations de l'environnement physico-chimique (variations climatiques, spécificités régionales...) ou biologique (nourriture, prédateurs, compétiteurs...).

Ces deux approches sont donc nécessairement complémentaires, et requièrent des moyens particuliers notamment au plan de l'échantillonnage si l'on fait exception des études conduites à partir de poissons tenus en captivité. L'approche synthétique ne peut très généralement se faire que moyennant un vaste plan d'échantillonnage, qui doit dans l'idéal recouvrir simultanément (et pendant une durée d'au moins un an pour les espèces vivant plus d'un an) l'ensemble de l'aire de répartition et l'ensemble des tailles de l'espèce étudiée. L'ampleur de la tâche en ce qui concerne les thons, explique que cette approche synthétique ne soit de fait souvent réalisée qu'à posteriori, et que la modalité générale de reproduction ne soit souvent déduite que d'une mosaïque d'études ponctuelles à caractère régional. Pour mettre en évidence et éventuellement expliquer les variantes d'une modalité de reproduction donnée, il faut assurer un suivi des études de reproduction sur une longue période et en différents points de l'aire de répartition de l'espèce.

Dans l'Atlantique oriental tropical nous nous attacherons à partir des études les plus récentes, les plus complètes et pertinentes, à évoquer successivement pour chacune des trois espèces, albacore, listao et patudo, les différentes composantes des modalités de la reproduction : maturation des gonades, périodes et zones de reproduction, taille à la première maturité, fécondité. Lorsque pour une espèce donnée des variantes spatio-temporelles des modalités de reproduction semblent clairement démontrées, nous les soulignerons à chaque fois.

6.1.1.2. Méthodes d'études de la reproduction des thons de l'Atlantique tropical oriental.

La détermination des modalités de reproduction de l'albacore, du listao et du patudo de l'Atlantique a été faite à partir de diverses méthodes qui reposent sur l'une ou l'autre des options suivantes :

- Echantillonnage des poissons de différentes tailles capturés en mer et examen plus ou moins approfondi de leurs organes reproducteurs (gonades).

- Campagnes de prospection en mer et de collecte de larves.

Aucune étude de la reproduction à partir de poissons maintenus en captivité n'a été faite dans la zone qui intéresse la présente synthèse.

6.1.1.2.1. Observation des gonades

Quatre types d'analyses ou d'observations peuvent être faites à partir des gonades prélevées sur les poissons échantillonnés :

- Observation macroscopique de l'aspect des gonades entières: cette observation permet de déterminer le sexe et d'établir une échelle de maturité des gonades (stades de maturation). La fréquence d'apparition de ces différents stades selon les zones et les époques peut permettre de déterminer grossièrement les lieux et époques de reproduction, voire les tailles des poissons à la première maturité.

- Observation histologique des gonades : à partir de coupes minces qui sont colorées en général à l'hématoxyline-éosine, une observation microscopique permet en partie de mieux suivre et de comprendre le processus de maturation des gonades.

- Calcul d'index de maturité : connaissant le poids des gonades, deux types d'index de maturité peuvent être calculés :

a) le rapport gonado somatique ou RGS dont la formule est :

$$\text{RGS} = \text{PG}/\text{P} \times 100 \text{ avec}$$

P = Poids du poisson entier en grammes
PG = Poids des gonades en grammes

b) l'index gonado somatique, ou IGS

$$\text{IGS} = \text{PG}/\text{L}^3 \times 10^n \text{ avec}$$

PG = Poids des gonades
L = Longueur du poisson
n = constante dont la valeur dépend de l'espèce et des unités choisies pour $\text{PG}/\text{L}^3 \times 10^n$

Ces deux index sont censés traduire, indépendamment de la taille des poissons, l'état de maturité sexuelle. Des valeurs élevées de ces index indiquent la proximité de la ponte; on peut alors situer les lieux et périodes de ponte en suivant l'évolution spatio temporelle des valeurs moyennes prises par ces index.

- Mensuration des ovocytes : des fragments de gonades femelles sont prélevés, pesés et dilacérés par diverses méthodes mécaniques ou chimiques, pour en extraire les ovocytes. La mensuration de ces ovocytes (en général le diamètre) est ensuite effectuée sous une loupe binoculaire et la distribution de fréquence de ces mensurations établie. Ces résultats associés à ceux des observations précédemment citées permettent de mieux comprendre le déroulement du cycle sexuel des femelles et de faire des hypothèses sur le nombre de pontes annuelles ; par ailleurs le comptage des ovocytes ayant atteint une taille voisine de celle à laquelle il seront pondus donne une estimation du nombre d'oeufs qui sont pondus lors d'une émission, nombre que l'on désigne par "fécondité partielle individuelle".

6.1.1.2.2. Collecte de larves

Chez les trois espèces, albacore, listao et patudo, le mot larve désigne un individu depuis sa sortie de l'oeuf, il a alors une taille d'environ 1,5 à 3 mm (Roux, 1961; Kume, 1962; Mori et al., 1971; Ueyanagi et al., 1974), jusqu'à ce qu'il ait acquis la plupart des caractéristiques méristiques d'un adulte, la larve a alors une taille voisine de 12 mm et un âge d'environ 15 jours (Yatsukate et al., 1971; Inoue et al., 1974; Ueyanagi, 1978).

La collecte des larves se fait de jour ou de nuit, au moyen de filets à plancton spécialement conçus à cet effet. Ces filets dont on trouve la description dans de nombreux ouvrages (Caverivière et al., 1980; Nishikawa et al., 1978 et 1985) ont un diamètre compris entre 1 et 2 mètres et leurs plus petites mailles sont d'environ 0,5 mm; ils sont trainés à des vitesses relativement élevées (2 à 3 noeuds), soit horizontalement à différentes profondeurs excédant rarement 50 mètres et le plus souvent immédiatement sous la surface, soit obliquement de manière à échantillonner en un seul trait toute la couche d'eau comprise entre la surface et 50 mètres de profondeur au delà de laquelle presque tous les auteurs s'accordent à reconnaître la grande rareté des larves.

Les résultats sont exprimés par unité de surface (kilomètre carré, mille carré) ou par aire géographique plus ou moins étendue, soit en valeurs brutes (nombre de larves), soit en valeurs relatives (nombre de larves par coup de filet ou par milliers de mètres cube d'eau filtrée). Ces données sont ensuite reportées sur des cartes et interprétées pour déterminer les lieux et saisons de ponte, parfois même pour évaluer l'importance quantitative des pontes. Nous reviendrons plus loin sur les limites qu'il semble raisonnable de respecter dans l'interprétation des résultats des campagnes de prospection de larves.

6.1.1.3. Sexualité et fécondation

Chez les trois espèces albacore, listao et patudo les sexes sont séparés; des cas d'hermaphrodisme ont parfois été observés chez le listao notamment (Raju, 1960; Uchida, 1961). Aucun caractère externe ne permet de distinguer les sexes. La fécondation des ovules est externe, elle se fait donc en pleine eau après l'expulsion de ceux-ci par les femelles.

6.1.1.4. Taille à la première maturité

La définition de la taille à la première maturité peut différer selon les auteurs. Certains considéreront que la taille à la première maturité correspond à la taille (longueur à la fourche) du plus petit individu en état de se reproduire observé dans les échantillons; pour d'autres auteurs la taille à la première maturité est celle à laquelle 50 % des individus sont capables de se reproduire. Nous préférons la seconde définition pour son caractère plus général que celui évoqué dans la première, qui désigne plutôt ce que l'on peut appeler la "taille minimum à la première maturité". Enfin d'autres auteurs plus rares, considèrent que la taille à la première maturité est celle à laquelle l'ensemble des individus sont capables de se reproduire, nous désignerons cette taille par le terme "taille à la complète maturité".

6.1.1.4.1. Albacore

Mâles

Dans l'Atlantique oriental, même l'étude la plus récente et la plus complète sur la reproduction de l'albacore dans le golfe de Guinée (Albaret, 1977), ne donne aucune indication sur une quelconque taille à la maturité des albacores mâles; il faut donc faire l'hypothèse qu'elle est similaire à celle donnée pour les femelles.

Femelles

- Taille à la première maturité : non donnée par Albaret, mais peut être estimée d'après ses données publiées à une longueur à la fourche comprise entre 97 et 101 cm
- Taille à la complète maturité : 108 cm (Albaret, 1977)
- Taille minimum à la première maturité : Elle se situe aux alentours de 50-60 cm (Rossignol, 1968).

Aucune étude d'une éventuelle variabilité temporelle ou spatiale de ces tailles n'a été entreprise dans l'Atlantique. Cette variabilité existe probablement comme l'indiquent des travaux menés dans le Pacifique (Cole, 1980) et comme semblent le montrer des observations faites sur la reproduction des albacores pêchés en profondeur à la palangre dans le golfe de Guinée (Fontana et Fonteneau, 1978; Yanez et Barbieri, 1980).

6.1.1.4.2. Listao

Mâles

- Taille à la première maturité : 45 cm (Cayré et Farrugio, 1986)
- Taille à la complète maturité : peut être estimée d'après Cayré et Farrugio (1986) à 50 cm
- Taille minimum à la première maturité : 38 cm (Cayré, 1985)

Femelles

- Taille à la première maturité : 42 cm (Cayré et Farrugio, 1986)
- Taille à la complète maturité : peut être estimée d'après les mêmes auteurs à 47 cm
- Taille minimum à la première maturité : 38 cm (Cayré, 1984)

Les tailles à la première maturité mentionnées ci-dessus sont similaires à celle actuellement admises pour l'océan Pacifique. Aucune analyse d'une éventuelle variabilité spatio-temporelle de ces tailles n'a été faite. A l'heure actuelle aucune étude, même dans l'océan Pacifique (Matsumoto et al., 1984), n'indique qu'une telle variabilité pourrait exister.

6.1.1.4.3. Patudo

Aucune recherche sur la taille à la première maturité du patudo n'a été faite dans l'Atlantique. A titre indicatif, nous mentionnerons les résultats rassemblés dans une synthèse sur les patudos du Pacifique (Calkins, 1980):

- Taille à la première maturité (mâles et femelles) : entre 100 et 130 cm
- Taille minimum à la première maturité : femelles - 93 cm, mâles - 110 cm.

6.1.1.5. Maturation des gonades

Le processus de maturation des produits génitaux est complexe car il intéresse différents organes, sécrétions (hormones) et cellules; par ailleurs le déroulement dans le temps de ce processus, qui peut être continu ou fragmenté, est difficile à connaître à partir d'échantillons de poissons prélevés dans leur milieu naturel, surtout quand ces poissons sont pélagiques, migrants et largement répartis dans l'océan. Pour essayer de suivre le déroulement de ce processus on s'est tout d'abord essentiellement limité à en étudier les effets sur les organes génitaux (gonades) en essayant de diviser le déroulement de ce processus en un certain nombre de phases ou de stades caractéristiques.

Chez les trois espèces qui nous intéressent ici, quatre méthodes ont été utilisées pour caractériser ces différents stades de maturation. Nous décrirons sommairement et successivement ces quatre méthodes et les résultats qu'elles ont donné pour chacune des trois espèces albacore, listao et patudo de l'Atlantique tropical oriental.

6.1.1.5.1. Histologie

Méthode

Les gonades, mâles ou femelles, sont prélevées sur des poissons capturés en mer. Après avoir été pesées, elles sont découpées en morceaux qui sont fixés au liquide de Bouin pendant plusieurs jours. Après lavage et déshydratation, ces morceaux sont inclus dans la paraffine puis coupés en tranches de 7 à 10 microns d'épaisseur ; ces coupes sont ensuite colorées selon diverses méthodes (hématoxyline - éosine, trichrome de Masson ou de Prenan...) et examinées au microscope. Différents stades de maturation sont ensuite définis selon l'aspect de la coupe, sa composition cellulaire et, notamment pour les femelles, le développement des ovocytes (taille et qualité).

Résultats

Nous ne reproduirons pas ici les descriptions, le plus souvent illustrées de photos, des différents stades de maturation reconnus pour chaque espèce par différents auteurs ; nous renverrons donc le lecteur aux ouvrages d'origine en nous limitant à la citation de ces auteurs et du nombre de stades éventuellement décrits pour chaque espèce.

Albacore : Ducros, 1964 et Rossignol, 1968 : 6 stades.
Albaret, 1976 : 5 stades

Listao : Cayré et Farrugio, 1986 : 5 stades

Patudo : Pas d'étude histologique disponible ; on se reportera éventuellement aux travaux soviétiques de Alexseeva (1976).

6.1.1.5.2. Observation macroscopique des gonades

Le simple examen visuel de l'aspect externe des gonades mâles et femelles est sans doute la méthode la plus ancienne et la plus simple utilisée pour déterminer l'état de maturité sexuelle des thons. Les critères qui permettent de distinguer les différents stades de maturation des gonades sont :

- la forme et la taille
- la coloration
- la consistance
- la vascularisation
- la possibilité de voir des ovocytes à travers la membrane ovarienne ou de faire couler le liquide spermatique par piqure ou pression des gonades mâles.

Plusieurs échelles de maturité basées sur cette observation des gonades et concernant les 3 espèces dans l'Atlantique ont été proposées nous ne mentionnerons ici que les plus récentes.

Echelle de maturité de l'albacore

L'échelle de maturité de l'albacore du golfe de Guinée proposée par Albaret (1977) concerne essentiellement les femelles de cette espèce. Cette échelle comporte 6 stades dont 2 sont subdivisés, soit un total de 8 étapes "caractéristiques" de la maturation.

Albaret insiste sur la difficulté croissante à classer les gonades dans un stade précis de maturité, quand la maturation s'avance, car les critères de définition des différents stades sont alors imprécis et presque aussi variables à l'intérieur d'un stade donné qu'entre les différents stades. Nous ajouterons que les gonades examinées proviennent fréquemment de poissons congelés ce qui peut modifier leur aspect et rendre encore plus arbitraire la détermination de leur stade de maturité par examen visuel. La description des différents stades de maturité correspondants à cette échelle est donnée en annexe à ce chapitre.

Echelle de maturité du listao

Cette échelle décrite par Cayré (1981) et reprise par Cayré et Farrugio (1986), comporte 6 stades pour les mâles et les femelles. Les mêmes remarques générales que celles formulées pour l'échelle de maturité de l'albacore peuvent être faites ici.

Echelle de maturité du patudo

Une échelle de maturité appliquée au patudo de l'Atlantique est proposée par Gaikov (1983); elle est similaire à celle proposée pour le listao et comporte 6 stades.

6.1.1.5.3. Index de maturité

Albacore

Une correspondance entre le stade de maturation sexuelle et, soit le rapport gonado-somatique (RGS), soit l'index gonado-somatique (IGS) a été établie par Rossignol (1968) pour l'albacore de l'Atlantique.

Cependant si le RGS utilisé par cet auteur correspond bien à la définition mentionnée au paragraphe 6.1.1.2.1. (RGS = poids des gonades x 100 / poids du corps), la définition qu'il utilise pour l'IGS est assez particulière et pour éviter toute confusion nous dénommerons cet index, IGSR (R pour Rossignol) :

$$\text{IGSR} = \text{Volume des gonades (cm}^3\text{)} \times 10 / \text{cube de la longueur (cm)}$$

Nous donnerons donc ici la correspondance établie par cet auteur entre stade de maturation, RGS et IGSR, en soulignant l'impossibilité de comparer les valeurs d'"IGSR" qu'il propose avec l'index gonado somatique (IGS) classiquement calculé(*)

STADE	ETAT DE MATURITE	R G S	I G S R
I	Immature	<0,085	<0,165
II	Début de maturation	0,085-0,20	0,165-0,38
III	Maturation	0,20-0,60	0,38-1,03
IV	Maturation avancée	0,60-1,0	1,03-1,67
V	Vitellogénèse	1,0-2,5	1,65-4,4
VI	Ponte	>2,5	>4,4

D'autres auteurs ont partiellement mis en relation la maturité et des valeurs moyennes d'index de maturité, mais de manière plus grossière, leur but étant essentiellement de distinguer les individus en maturation, ou proches de la ponte, des autres. On trouve cependant dans les travaux d'Albaret (1977), une figure qui permet d'attribuer une valeur moyenne d'IGS(*) aux différents stades de maturation qu'il distingue :

STADE	ETAT DE MATURITE	I G S
I	Immature	<10
II	Début de maturation	11-16
III	Maturation	24-26
IV	Pré-ponte et ponte	30-50
V	Post-ponte	20
VI	Repos sexuel	11

Listao

Pour ce qui concerne le listao de l'Atlantique, Cayré et Farrugio (1986) ont fait, séparément pour les mâles et les femelles, le calcul des valeurs moyennes d'IGS :

$$\text{IGS} = \frac{\text{Poids des gonades (g)} \times 10^5}{\text{Longueur à la fourche (cm)}}$$

et les ont mis en correspondance avec les échelles de maturité déterminées par observation macroscopique des gonades, et aussi pour les femelles, par mensuration des ovocytes (paragraphe 6.1.1.5.4.)

STADE	ETAT DE MATURITE	I G S Mâles	I G S Femelles
I	Immature	2	5-10
II	Repos sexuel et début maturation	7	13-16
III	Maturation active	32	45-50
IV	Pré-ponte	54	73-82
V	Post-ponte	5	24-27

Ces auteurs ainsi que Cayré et Laloé (1986), soulignent que les valeurs d'IGS que l'on peut réellement observer à chaque stade de maturité, bien que grossièrement caractéristiques de ces stades, sont très variables et peuvent se recouvrir d'un stade à l'autre ; une même valeur d'IGS pourra donc être observée sur des poissons à différents stades de maturité, notamment quand il s'agit d'un stade de maturation active (figure 6.1).

* Formule de calcul de l'IGS de l'albacore utilisée par Albaret (1976):

$$\frac{\text{Poids des gonades (grammes)} \times 10^8}{\text{Longueur à la fourche (mm)}}$$

Patudo

Aucune échelle de maturité réelle n'a été établie à partir d'index de maturité pour le patudo de l'Atlantique. Kume et Morita (1977) séparent les patudos femelles en trois catégories, selon leurs valeurs d'IGS (poids des ovaires (g)/cube de la longueur à la fourche (cm), $\times 10^4$) ; cette séparation est faite selon l'échelle proposée par Kikawa (1962) pour les patudos du Pacifique :

IGS < 1.5. Immature
1.6 < IGS < 3 Début de maturation
IGS > 3.1 Maturation avancée

6.1.1.5.4. Distribution de fréquence de taille des ovocytes

L'utilisation des mensurations d'ovocytes pour suivre le processus de maturation des ovaires repose sur l'axiome selon lequel le degré de maturité d'un ovocyte est directement proportionnel à sa taille. Par ailleurs cette méthode intéresse directement les produits de la maturation sexuelle, elle est donc plus précise et moins subjective qu'un simple examen superficiel des ovaires.

D'une manière générale pour les trois espèces, albacore, listao et patudo, comme pour de très nombreuses autres espèces de poissons, on constate que les ovocytes de femelles en période de maturation sexuelle évoluent (grandissent) par groupes successifs. Ceci se matérialise par la présence de modes successifs dans les distributions de fréquence de taille de ces ovocytes (figures 6.2, 6.3 et 6.4). C'est le nombre de ces modes et la taille des plus grands ovocytes qui permet de caractériser plusieurs stades dans la maturation des femelles.

Albacore

D'après les distributions de fréquence de taille des ovocytes d'albacores capturés dans le golfe de Guinée, Albaret (1977) trouve six stades de maturité (figure 6.2) auxquels correspondent différentes valeurs d'IGS (paragraphe 6.1.1.5.3.). L'extrême fugacité du stade de ponte (stade IV (2) d'Albaret) et de la période précédant la ponte explique l'absence d'ovocytes d'une taille supérieure à 600 microns dans les échantillons. En effet au cours de la période précédant immédiatement la ponte, le volume des ovocytes s'accroît brutalement par pénétration d'eau (Zharov, 1966); leur diamètre est alors de l'ordre de 1 mm.

Listao

Les distributions de fréquence de taille des ovocytes de listao de l'Atlantique établies par Cayré et Farrugio (1986) permettent de retrouver les cinq stades de maturité de l'échelle adoptée par ces auteurs (figure 6.3). Comme Albaret pour l'albacore, Cayré et Farrugio expliquent la rareté des ovocytes de grande taille (> 500 microns) par l'extrême brièveté du stade ultime précédant la ponte. On remarquera le recouvrement des valeurs d'IGS observées par ces auteurs pour chaque stade.

Patudo

Une correspondance partielle entre stade de maturité et distributions de fréquence de taille des ovocytes peut être trouvée dans Alekseev et Alekseeva (1980). Parmi les nombreux stades et stades annexes distingués par ces auteurs, cinq semblent pouvoir être caractérisés par les distributions de taille des ovocytes (figure 6.4).

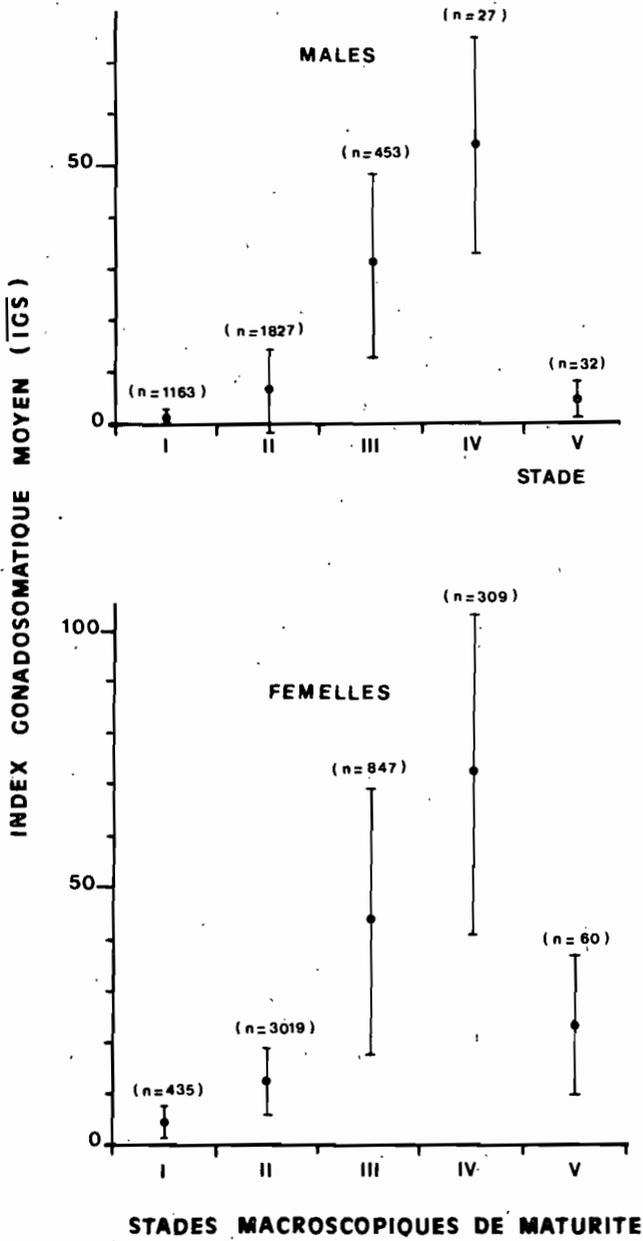


Figure 6.1

Index gonadosomatiques moyens (et écart-types) correspondant aux différents stades macroscopiques de maturité (I à V) du listao (d'après Cayré et Farrugio, 1986).

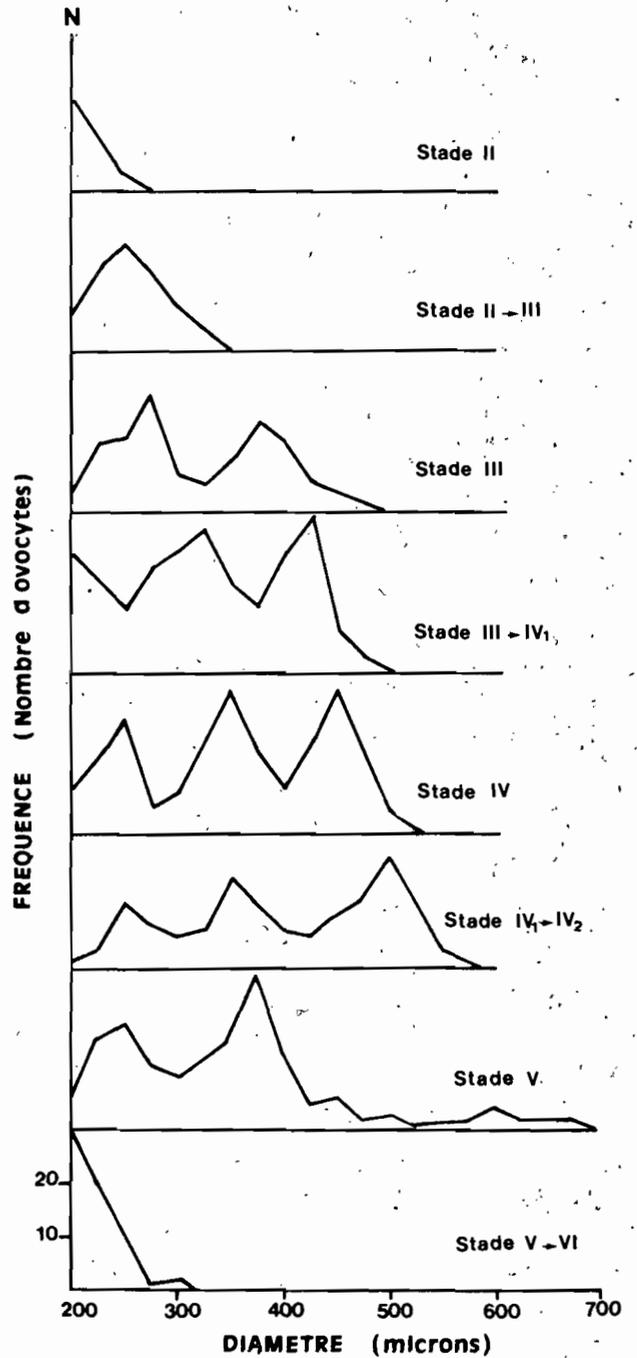


Figure 6.2

Distribution de fréquences des diamètres des ovocytes d'albacore (*Thunnus albacares*) aux différents stades de maturation (d'après Albaret, 1977).

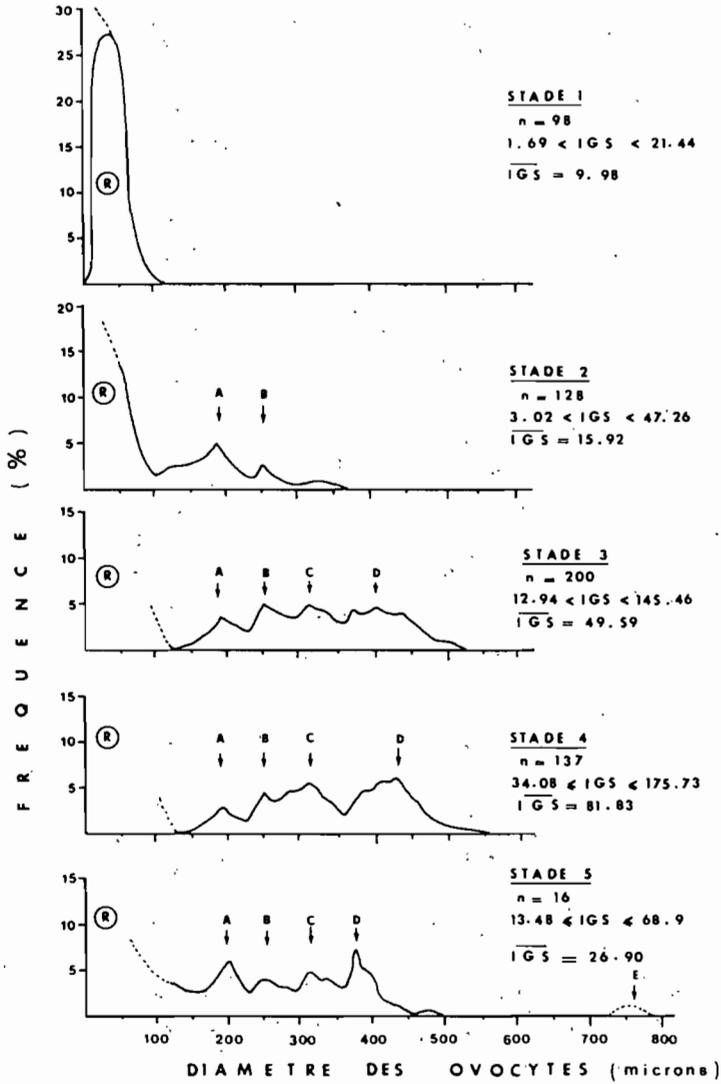


Figure 6.3

Distribution de fréquence de taille (diamètre) des ovocytes de listao (*Katsuwonus pelamis*) correspondant aux différents stades macroscopiques de maturité. Le nombre d'échantillons (n), les valeurs extrêmes d'index gonadosomatique (IGS) observées et l'index gonadosomatique moyen (IGS). Les classes modales caractéristiques de chaque stade sont notées: R (stock de réserve), A, B, C, D, (d'après Cayré et Farrugio, 1986).

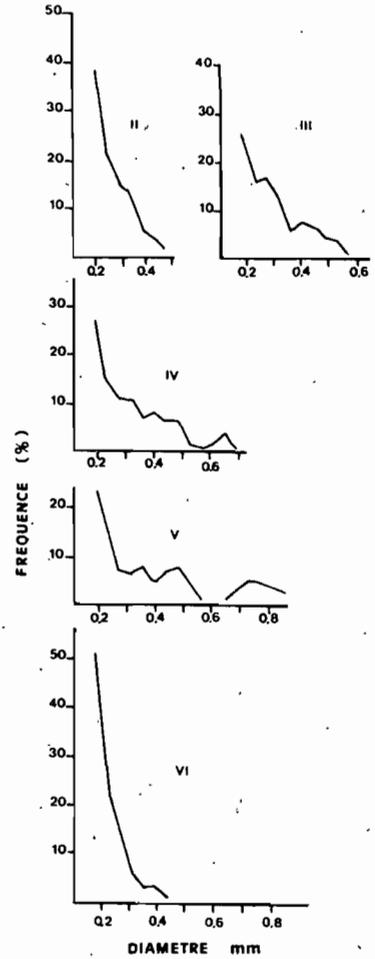


Figure 6.4

Distribution de fréquence de taille (diamètre) des ovocytes de patudo à 6 stades de maturité caractéristiques (d'après Alekseev et Alekseeva, 1980).

6.1.1.5.5. Discussion et conclusion

Théoriquement, si les stades de maturation correspondent à une réalité biologique, on devrait trouver pour une espèce donnée une correspondance exacte entre les stades déterminés par les différentes méthodes exposées ci-dessus. Ceci est loin d'être le cas : de nombreux auteurs ont aussi souligné l'aspect très subjectif et donc peu précis de la détermination du stade de maturation par simple examen macroscopique des gonades (Albaret, 1977 ; Cayré et Farrugio, 1986 ; Gaikov, 1983). Par ailleurs certains de ces auteurs ont aussi souligné l'absence de relation entre l'IGS et la taille des ovocytes lorsque celle-ci dépasse une certaine valeur (300 microns).

Nous reprendrons les conclusions de Cayré et Laloé (1986) en disant que la maturation sexuelle est un phénomène plus ou moins continu dont la complexité ne peut que difficilement se réduire à la distinction de quelques stades, quelque soit leur critère de définition (exception faite de critères histologiques très précis), notamment lorsque le processus de maturation est bien avancé. L'intérêt des quatre méthodes exposées ci-dessus réside moins dans la possibilité de suivre le processus de maturation, que d'en comprendre le déroulement (histologie, mensuration des ovocytes) et de déterminer un moment aussi rapproché que possible de la ponte. A cet effet l'utilisation d'un index de maturité (tel que l'IGS) est particulièrement pratique car elle permet de distinguer d'une manière simple les poissons prêts à se reproduire des autres (Cayré et Laloé, 1986).

6.1.1.6. Ponte (zones, périodes, fréquence) et fécondité

6.1.1.6.1. Méthodes

La détermination des lieux et saisons de ponte des albacores, listaos et patudos de l'Atlantique tropical oriental a essentiellement été faite par le suivi dans le temps et dans l'espace des variations du stade macroscopique de maturité, de l'index de maturité (IGS ou RGS) ou encore des nombres ou densités de larves récoltées (paragraphe 6.1.1.2.2.).

6.1.1.6.2. Zones et périodes de reproduction

- Albacore

Examen des gonades

Les différentes études sur l'état de maturité des gonades d'albacore de l'Atlantique tropical intéressent selon les auteurs les quatre régions suivantes :

- la région sénégal-guinéenne comprise en gros entre 10° nord et 20° nord de la côte jusqu'à 25° ouest (Postel, 1955; Frade et Postel, 1955; Rossignol, 1968; Yanez et Barbieri, 1980)

- la zone équatoriale, de 5° nord à 5° sud et de la côte jusqu'à 15° ouest (Bane, 1963; Rossignol, 1968; Albaret, 1977; Fontana et Fonteneau, 1978; Yanez et Barbieri, 1980)

- la région angolaise de 7° sud à 15° sud, de la côte à 10° est (Da Franca, 1959)

- l'Atlantique central et ouest (Yanez et Barbieri, 1980).

Des travaux portant sur la zone sénégal-guinéenne, il ressort que l'albacore se reproduit assez peu dans cette région, et qu'en tout état de cause la saison de reproduction se limite à la période estivale de juin à

septembre. La reproduction dans cette région serait peu importante comme en témoignent les valeurs moyennes assez basses du RGS observées par Postel (1955) même en été, période présumée de reproduction (au cours du mois de juillet le RGS moyen n'est que de 0,47). Il faut cependant souligner que l'échantillonnage effectué par Postel concerne essentiellement des poissons de taille inférieure à celle de la première maturité. Les observations de Rossignol (1968), montrent que de nombreux albacores de plus de 110 cm de long, sont bien à un stade de pré-ponte et qu'ils ont des RGS élevés (de 0,7 à 0,9) dès le mois de juin.

Pour la région tropicale sud (Angola), Da Franca (1959) montre, à partir d'un échantillonnage assez limité, que les valeurs de RGS croissent de mai à octobre ; Rossignol (1968) indique cependant que ces valeurs sont toujours inférieures à celles correspondant à un stade de maturation avancé. Les mensurations d'ovocytes effectuées par Da Franca indiquent une croissance de la taille de ces derniers de mai à octobre, sans toutefois que cette taille ne dépasse 300 microns. Rossignol (1968) et Bane (1963) concluent d'après les travaux de Da Franca (1959) que la reproduction des albacores dans cette région est peu importante et limitée aux mois de saison chaude (novembre à avril).

Dans la zone équatoriale, les valeurs de RGS moyen relevées par Bane (1963), montrent que cet index croît régulièrement du mois de novembre (RGS moyen = 0,257) au mois de janvier (RGS moy. = 0,642), puis diminue jusqu'en mars. Ces observations de RGS jointes à diverses autres observations (stade macroscopique de maturité, taille des ovocytes) amènent cet auteur à conclure que la saison de ponte de l'albacore dans la région du golfe de Guinée au large du Libéria s'étale sur plusieurs mois (janvier à mai), et qu'il y aurait même des pontes d'intensité variable tout au long de l'année dans cette région. Rossignol (1968) à partir de nombreuses observations des stades de maturité arrive à une conclusion similaire, en précisant toutefois que le maximum de la ponte se situerait entre le mois de février et avril pour la partie est du golfe de Guinée et entre les mois d'avril et juin pour sa partie ouest (Libéria - Guinée). Les importantes concentrations de gros albacores exploitées dans la région équatoriale essentiellement au cours du premier semestre, mais parfois au delà de cette époque, correspondent très probablement à des concentrations d'individus en reproduction ; cette observation semble bien confirmer les conclusions de Bane (1963) et de Rossignol (1968) et indique que la région équatoriale est une zone de reproduction active plus ou moins permanente mais essentiellement au cours du premier semestre.

L'important travail d'Albaret (1977) sur les albacores du golfe de Guinée, montre qu'il existe une saisonnalité bien marquée dans la ponte des albacores capturés en surface à la senne (figure 6.5). La répartition géographique des échantillons recueillis (figure 6.6) permet à Albaret, de préciser que la zone du fond du golfe de Guinée, située à l'est du méridien de Greenwich, de part et d'autre de l'équateur, est une importante zone de reproduction de l'albacore et que la période de ponte maximale correspond aux mois de janvier et février. D'autre part la comparaison des IGS calculés sur des albacores pêchés en surface dans le golfe de Guinée avec ceux d'individus capturés en profondeur à la palangre dans la même région (Fontana et Fonteneau, 1978), indique que la maturation sexuelle des poissons de surface est plus précoce (figure 6.7) et que le maximum de ponte des poissons capturés à la palangre dans le golfe de Guinée aurait lieu au troisième trimestre essentiellement. Mais Yanez et Barbieri (1980), d'après les IGS moyens mensuels observés sur les albacores pêchés à la palangre dans l'ensemble d'une zone atlantique est comprise entre 15° nord et 10° sud et à l'est de 20° ouest, montrent clairement qu'il y a bien deux saisons de reproduction pour ces poissons, au premier et au troisième trimestres (figure 6.8).

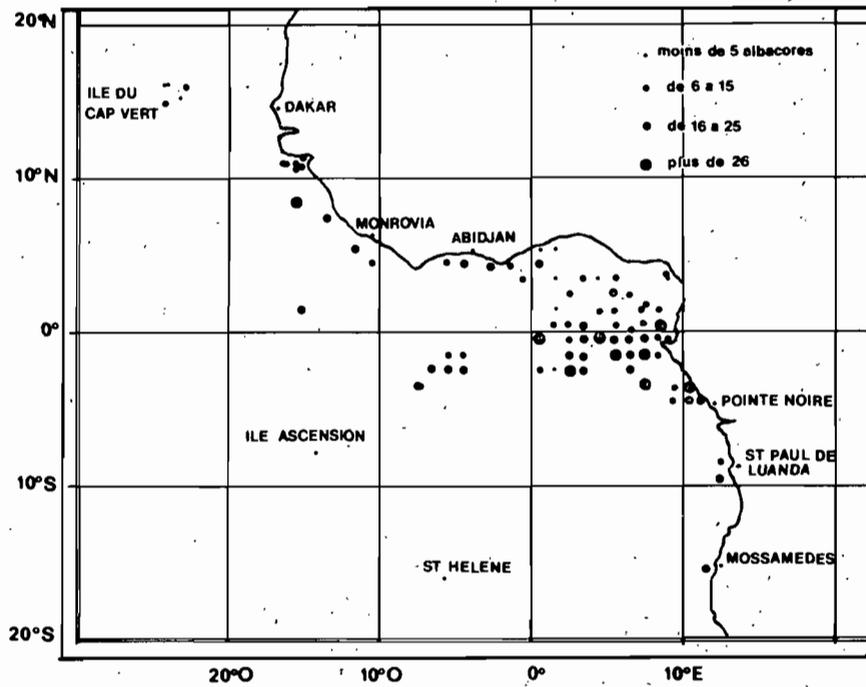


Figure 6.5 Répartition géographique des échantillons d'albacores capturés à la senne, utilisés par Albaret pour son étude sur la reproduction de l'espèce par examen des gonades (d'après Albaret, 1976).

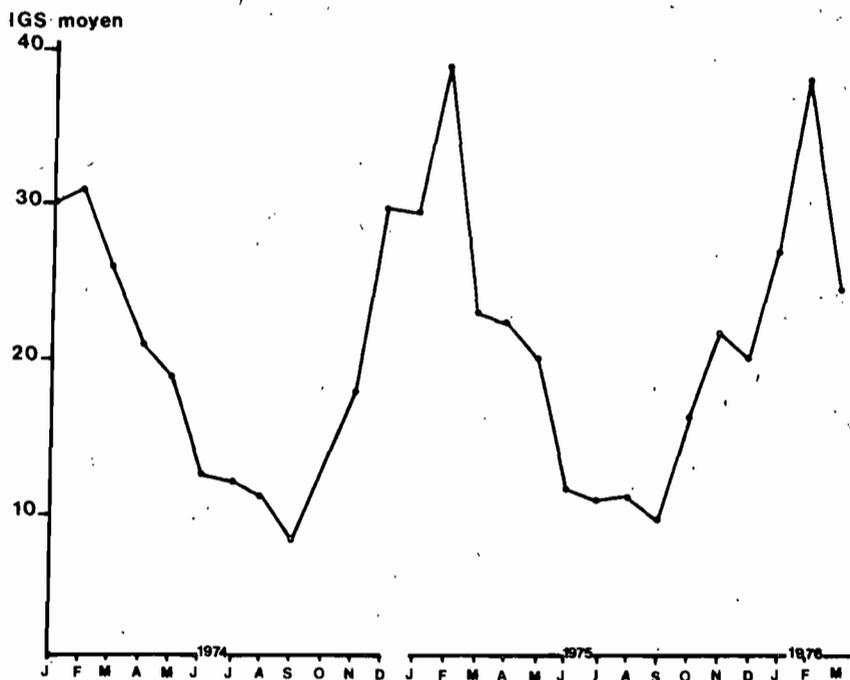


Figure 6.6 Variations de l'index gonadosomatique moyen mensuel de l'albacore au cours des années 1974 et 1975 et du premier trimestre 1976 (d'après Albaret, 1977).

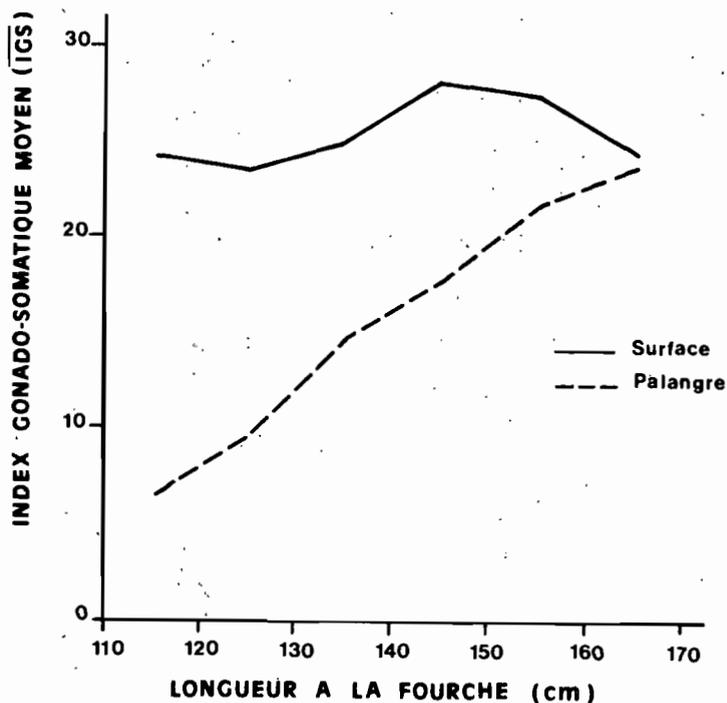


Figure 6.7 Index gonadosomatiques moyens (IGS) calculés sur des albacores capturés dans le golfe de Guinée à la senne et en profondeur à la palangre (d'après Fontana et Fonteneau, 1978).

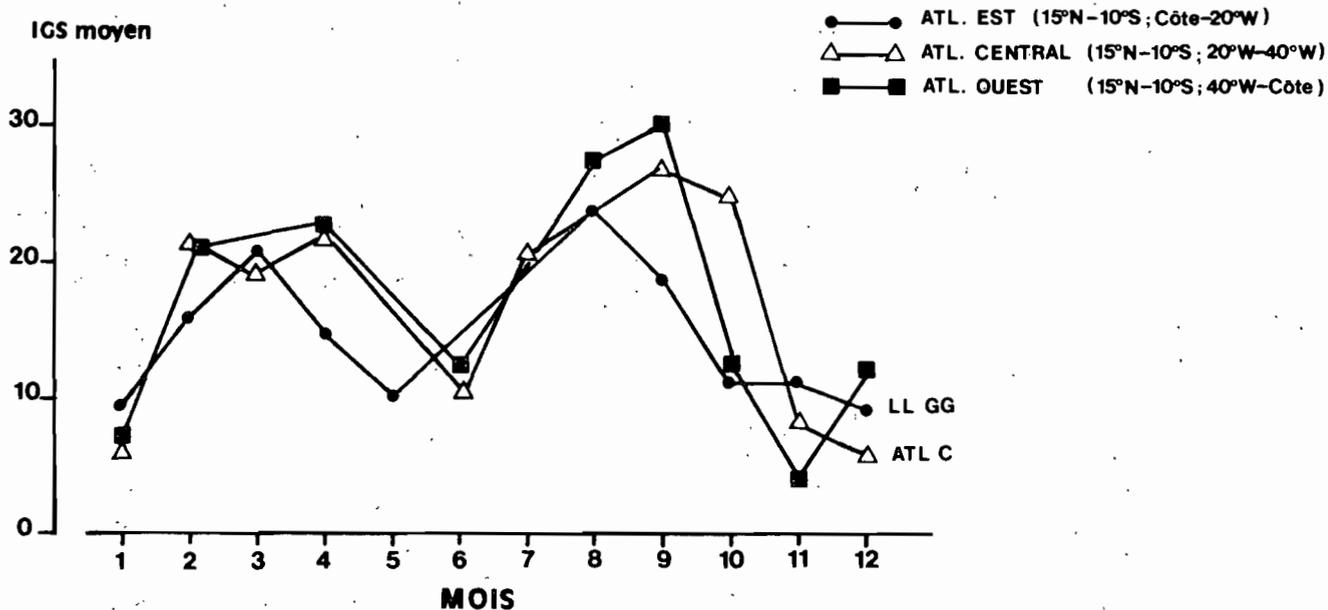


Figure 6.8 Variations mensuelles de l'index gonadosomatique moyen (1957-1974) des patudos capturés à la palangre dans l'Atlantique de l'est, central et de l'ouest (d'après Yanez et Barbieri, 1980).

L'ensemble des études portant sur la reproduction de l'albacore dans l'océan Atlantique à partir de l'analyse des gonades permet de définir le schéma suivant de reproduction (figure 6.9) :

a) Des pontes d'importance limitée se produisent pendant les mois de saison chaude dans les régions tropicales nord (Sénégal, Iles du Cap Vert, Guinée), de juin à septembre et sud (Angola), de novembre à avril.

b) Dans la région équatoriale située à l'est de 20° ouest et dans le golfe de Guinée, la ponte semble étalée sur presque toute l'année avec cependant une intensité maximale au premier semestre. Une ponte importante des albacores de surface a lieu au premier trimestre dans le fond du golfe de Guinée. Il y aurait par ailleurs deux saisons de ponte pour les albacores de profondeur aux premier et troisième trimestres dans tout le golfe de Guinée et au large du Libéria.

c) Dans les régions centrale et ouest de l'Atlantique, les valeurs d'IGS relevées sur des poissons pêchés à la palangre (Yanez et Barbieri, 1980) indiquent aussi l'existence de deux saisons de ponte maximale au premier et au troisième trimestre (figure 6.8). La zone de ponte la plus importante se situerait au nord du Brésil.

Répartition des larves

De nombreuses campagnes de prospection de larves de thon se sont déroulées dans l'Atlantique Est depuis 1956 jusqu'à nos jours ; les résultats en sont exposés dans de nombreuses publications (Marchal, 1963 ; Richards, 1969; Richards et al., 1969 et 1969 a; Richards and Simmons, 1971; Ueyanagi, 1971; Rudomiotkina, 1983; Caverivière et al., 1976; Nishikawa et al., 1978; Caverivière et Suisse de Sainte Claire, 1980; Nishikawa et al., 1985).

Etant donné que la durée de vie des larves récoltées est d'environ 15 jours et sachant que certains courants peuvent atteindre des vitesses importantes (2 noeuds et plus) dans la couche d'eau où les larves sont présentes (0-50 mètres) (Piton et Roy, 1983; Richardson et Mc Kee, 1984; Gouriou présent ouvrage), on comprend toute l'incertitude que l'on peut avoir sur le lieu de ponte de larves qui ont pu dériver pendant une quinzaine de jours. Les conclusions tirées des collectes de larves seraient inacceptables si ces collectes étaient faites dans une strate espace-temps réduite, sans tenir compte du régime des courants et de la taille des larves capturées. Fort heureusement dans le cas présent les données de nombreuses campagnes de prospection larvaire ont été cumulées et couvrent assez bien l'ensemble de l'aire intéressée par cette synthèse; d'autre part les larves des trois espèces récoltées sont très largement réparties dans l'espace et dans le temps. Par ailleurs il n'est pas possible, vues les diverses méthodes ou conditions de capture des larves et la capacité de ces larves à échapper en nageant aux engins mis en oeuvre pour les capturer, de faire des estimations quantitatives précises de leur abondance. Nous nous limiterons donc à donner la répartition spatio temporelle des larves, avec quand cela sera possible des indications sur leur abondance, plus ou moins grande, que nous assimilerons à une importance correspondante des pontes.

Les larves d'albacore ont été pêchées un peu tout au long de l'année dans une vaste zone située de part et d'autre de l'équateur (5° nord - 5° sud) incluant la mer des Caraïbes et l'ensemble du golfe de Guinée (figure 6.9), dans des eaux dont la température est en général supérieure à 25°C (figure 6.10) et le plus souvent de l'ordre de 28-30°C (Caverivière et al., 1976). La région du golfe de Guinée comprise entre le cap des Palmes, l'équateur et 5° est, est la zone dans laquelle la plus grande densité moyenne de larves a été observée; Caverivière et Suisse de Sainte Claire (1980) indiquent que cela s'accorde bien avec les résultats obtenus par Albaret (1977) sur les gonades, et concluent qu'il s'agit là de la zone de reproduction de l'albacore la plus importante, pour l'Atlantique Est du

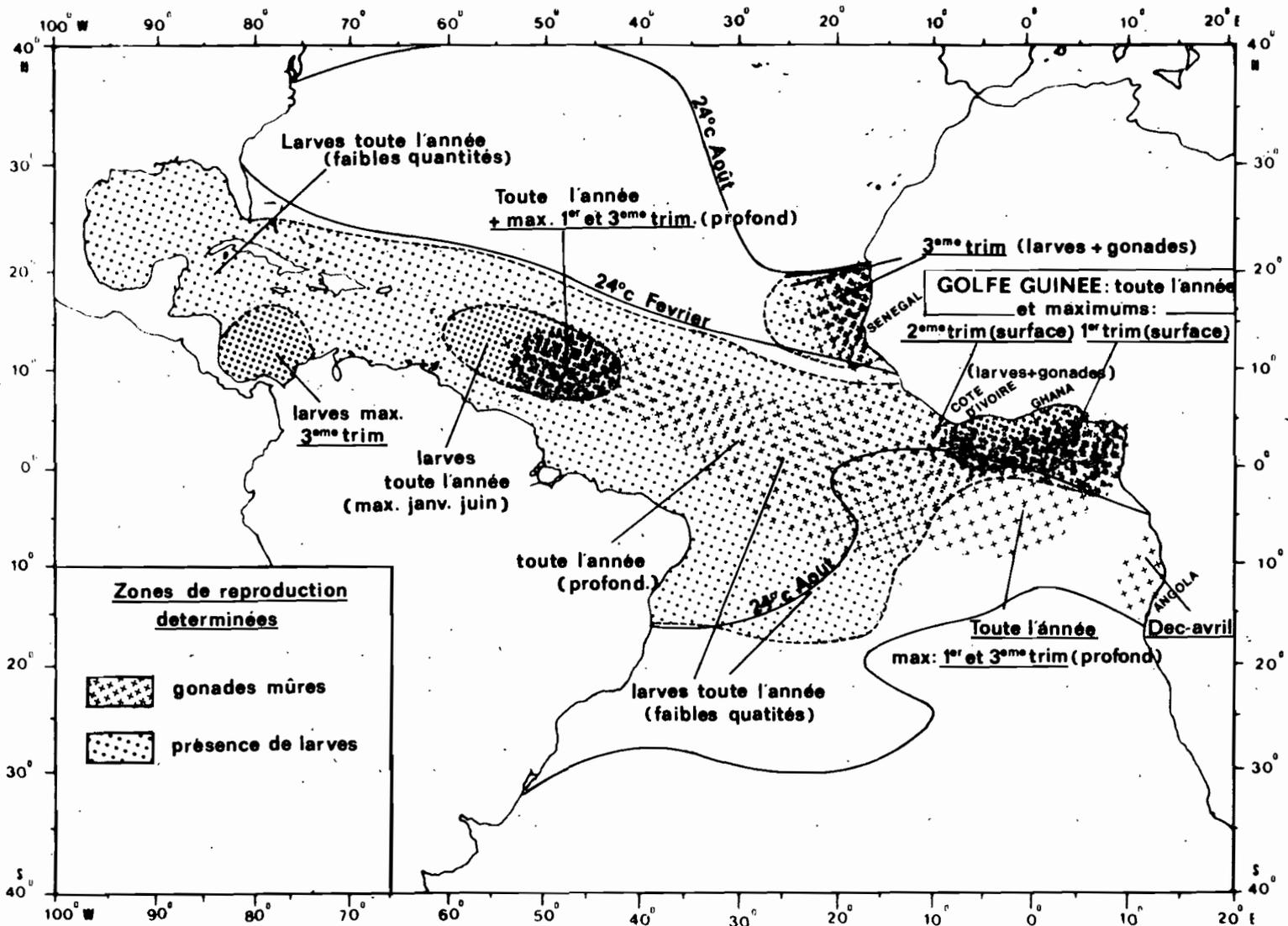
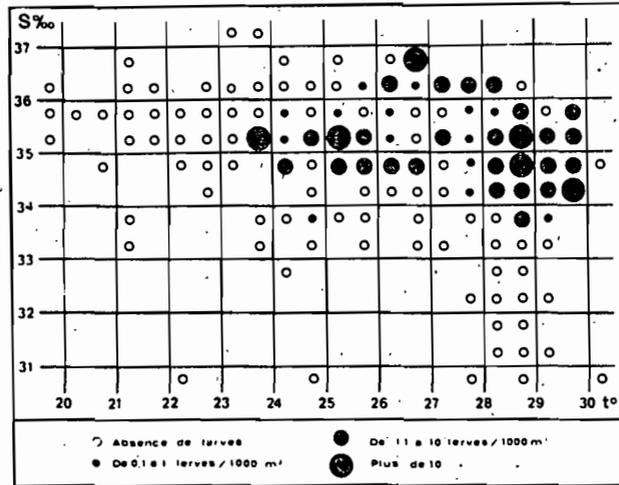
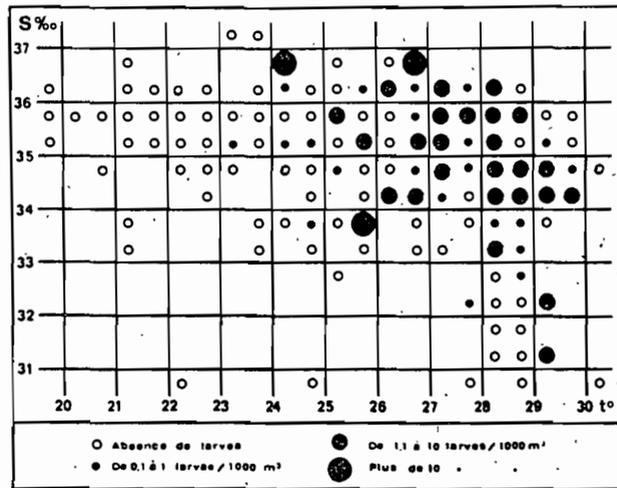


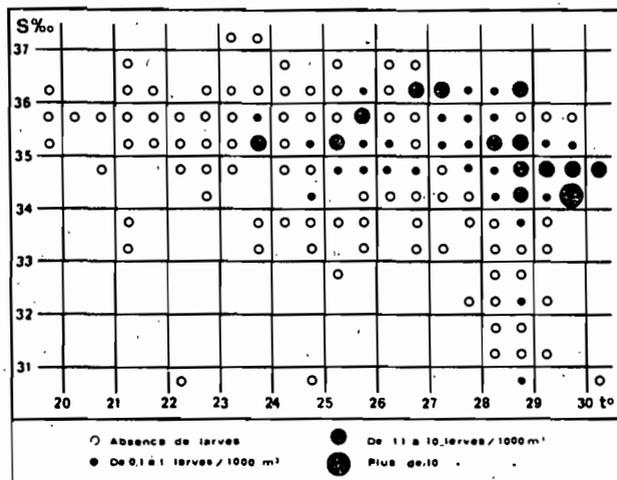
Figure 6.9 Schéma de la distribution spatio-temporelle de la reproduction de l'albacore dans l'Atlantique. On remarquera d'une part une vaste aire équatoriale de reproduction plus ou moins permanente, incluant deux strates de reproduction maximale en début d'année et au 3ème trimestre, situées l'une à l'est (golfe de Guinée), l'autre à l'ouest, et d'autre part, des zones de reproduction secondaires et saisonnières situées au large du Sénégal, de l'Angola et dans le golfe du Mexique.



ALBACORE



LISTAO



PATUDO

Figure 6.10 Diagramme des températures et des salinités de surface des eaux dans lesquelles ont été observées des larves d'albacore, de listao et de patudo dans l'Atlantique tropical oriental (d'après Caverivière et al., 1976).

moins. Ils soulignent par ailleurs que cette abondance est maximale en début d'année (janvier à mai).

Par ailleurs des quantités relativement importantes de larves ont été collectées entre 7° nord et 17° nord, au large du Sénégal et des Iles du Cap Vert, mais uniquement pendant les mois de saison chaude (juillet à octobre). Ceci confirmerait l'existence d'une zone de ponte secondaire et saisonnière dans cette région.

Très peu de larves ont été collectées dans la zone tropicale sud, au large de l'Angola, mais les campagnes de prospection intéressant cette région sont peu nombreuses. Il n'est guère possible de conclure à l'existence d'une zone de reproduction notable dans cette région.

Dans l'Atlantique central des larves d'albacore ont été recueillies un peu toute l'année, mais en faible quantité, entre 10° nord et 20° sud (figure 6.9). Dans l'Atlantique Ouest des larves éparses ont été recueillies en début d'année surtout dans le golfe de Mexique (Richards et Potthoff, 1980), dans la mer des Caraïbes, et au large des côtes du Vénézuéla et du Brésil (Nishikawa et al., 1978 et 1985).

Les larves d'albacore récoltées sur l'ensemble de l'Atlantique tropical confirment bien le schéma de reproduction déduit de l'étude des gonades.

- Listao

Examen des gonades

De nombreux travaux portant sur la détermination des lieux et saisons de ponte du listao de l'Atlantique ont été effectués; la plupart de ceux-ci intéressait en général des périodes limitées ou des régions bien particulières (Postel, 1955; Gorbunova et Salabarría, 1967; Simmons, 1969; Batts, 1972; Chur et al., 1980; Cayré, 1981...). Plus récemment une étude sur la reproduction du listao à l'échelle de l'Atlantique (Cayré et Farrugio, 1986) a été conduite au cours du Programme International de Recherches sur le listao de l'Atlantique; c'est aux résultats et conclusions de Cayré et Farrugio (1986) que nous nous référerons donc essentiellement, en y ajoutant ceux de Batts (1972) bien qu'il ait étudié plus particulièrement les listaos provenant de l'Atlantique nord-ouest.

Le suivi mensuel de l'évolution de la valeur moyenne de l'IGS dans différentes régions de l'Atlantique a permis de mettre en évidence plusieurs zones et périodes de reproduction du listao (figure 6.11) :

Atlantique Est :

- Une vaste zone située de part et d'autre de l'équateur, incluant le golfe de Guinée et allant jusqu'à 20° ouest, dans laquelle le listao se reproduit un peu toute l'année avec une intensité variable dans le temps et dans l'espace. Le maximum de ponte s'observe pendant une période qui recouvre en gros les mois de novembre à mars; certaines régions comme celle située au large du Libéria semblent être des aires de ponte particulièrement importantes (figure 6.11).

- Dans la région tropicale nord-est, on observe un nombre notable d'individus en reproduction, autour des Iles du Cap Vert, mais uniquement pendant les mois de saison chaude (juillet à septembre).

- Région tropicale sud-est (côte d'Angola) : pas d'échantillonnage significatif des gonades.

Atlantique Ouest :

Les observations des gonades se limitent à deux régions : les côtes sud du Brésil (20° sud - 30° sud) et les côtes de Caroline du nord (30° nord - 37° nord).

Au large du Brésil la reproduction se déroule de décembre à mars, comme l'indiquent les importantes valeurs d'IGS moyens observées à cette époque. Cette période correspond à la saison chaude. Au large des côtes américaines (30° nord à 37° nord) c'est également en saison chaude (juin-juillet) que selon Batts (1972) se tient la principale période de reproduction. On remarquera le manque d'observations significatives concernant la zone équatoriale ouest (golfe du Mexique, côte nord est du Brésil et du Vénézuéla). Des observations sporadiques des gonades (Goldberg et Au, 1986) indiqueraient que des listaos s'y reproduisent activement, notamment pendant l'été et le début de l'automne.

De ces observations, et compte tenu du fait que dès que la température de l'eau dépasse 24°C on peut observer des listaos en reproduction, Cayré et Farrugio (1986) proposent le schéma suivant de reproduction du listao dans l'océan Atlantique :

"La reproduction serait de type opportuniste. Les zones dont la température est supérieure à 24°C et dans lesquelles les biomasses phyto et zooplanctoniques sont importantes, semblent particulièrement favorables à la reproduction. Au fur et à mesure que l'on s'éloigne de la zone équatoriale en direction des régions tropicales nord ou sud, les périodes favorables à la reproduction sont de plus en plus limitées dans le temps aux seules saisons estivales durant lesquelles la température de l'eau est supérieure à 24°C".

Répartition des larves (figure 6.11)

Les références des principaux travaux concernant les collectes de larves de thon en général et de listao en particulier sont identiques à celles mentionnées pour l'albacore; on y ajoutera certains travaux plus particulièrement axés sur les larves de listao, tels que ceux de Rudomiotkina (1983, a) et de Matsuura (1986).

La similitude de la distribution spatio-temporelle des larves de listaos et de celles d'albacore dans l'Atlantique est soulignée par Caverivière et al., (1976) (figure 6.10) ainsi que par Nishikawa et al., (1985). Les conclusions des différents travaux concernant la répartition des larves de listao, corroborent le schéma de reproduction déduit de l'observation des gonades à savoir entre autres (figure 6.11) :

- Dans la région équatoriale comprise entre 5° nord et 5° sud, on observe des larves de listao toute l'année, avec cependant une abondance relative plus importante pendant le premier trimestre (janvier-mars).

- Dans le golfe du Mexique et la mer des Caraïbes, les larves sont essentiellement présentes pendant l'été (juillet à septembre,) elles y seraient plus abondantes que dans le golfe de Guinée.

- Comme les gonades à un stade avancé de maturation, les larves se trouvent presque exclusivement dans des eaux dont la température (figure 6.10) est supérieure à 24°C (Caverivière et al., 1976; Matsuura, 1986), si bien qu'on ne les observe dans les régions tropicales nord ou sud, que pendant la saison estivale.

- Patudo

Examen des gonades

L'étude de la reproduction du patudo n'a à ce jour pas été entreprise avec la même rigueur et le même détail que pour l'albacore ou le listao. Par ailleurs, toutes les observations concernant l'état de maturité des gonades de patudos sont faites sur des individus capturés à la palangre (Sakamoto, 1969; Alekseeva, 1976; Kume et Morita, 1977; Alekseev et Alekseeva, 1980; Gaikov, 1983). Mis à part Sakamoto (1969) ou Kume et Morita (1977), qui ont calculé des index de maturité moyens (IGS) par zones sur une base annuelle ou mensuelle, tous les autres travaux reposent sur une observation macroscopique des gonades, méthode dont nous avons souligné l'imprécision.

Diverses conclusions communes à ces différents travaux ressortent malgré tout :

- L'aire de reproduction du patudo se limite essentiellement à une zone située de part et d'autre de l'équateur (15° nord - 15° sud), dans les eaux relativement chaudes et cela depuis le golfe de Guinée jusqu'aux côtes américaines (figure 6.12).

- A l'intérieur de cette vaste aire de reproduction, on peut observer des individus en reproduction plus ou moins toute l'année avec cependant deux maximums bien marqués, comme pour l'albacore, au premier et au troisième trimestre. Par ailleurs au sein de cette aire, la reproduction serait plus importante dans la partie ouest, au large des côtes nord est du Brésil et au centre de l'Atlantique notamment, que dans le golfe de Guinée.

- Quelques individus à un stade avancé de maturation sexuelle ont été parfois observés dans les régions tropicales sud (10° sud à 20° sud), au large de l'Angola ou du Brésil et nord-est (Sénégal), pendant les mois d'été qui sont respectivement de novembre à février et de juin à septembre; ceci indiquerait que ces régions correspondant à des zones de ponte sporadiques, mais très secondaires par rapport à la grande zone équatoriale de reproduction du patudo (figure 6.12).

Répartition des larves

D'une manière générale, presque tous les auteurs ayant travaillé sur les larves de thons ont souligné que les larvès de patudos sont toujours nettement plus rares que celles d'albacore ou de listao. Caverivière et Suisse de Sainte Claire (1980), ont montré statistiquement que la présence de larves d'albacore et de patudo (et dans une moindre mesure de listao) sont très fortement corrélées, ce qui, comme l'observation directe des gonades, indiquerait un schéma de reproduction (zones et périodes) très voisin pour ces deux espèces.

Les larves de patudo sont très rarement trouvées dans des eaux de température inférieure à 24°C (Rudomiotkina, 1983 b) et le plus souvent dans les eaux dont la température est supérieure à 28°C (Caverivière et al., 1976) (figure 6.10). Elles sont présentes plus ou moins toute l'année dans une vaste zone entourant l'équateur depuis les côtes du Brésil jusqu'au golfe de Guinée (figure 6.12). On n'en trouve dans les régions tropicales nord (Sénégal, Iles du Cap Vert) et sud (Congo-Angola) que pendant les mois d'été, de juillet à septembre et novembre à février (Rudomiotkina, 1983).

Ces résultats confirment le schéma de reproduction déduit de l'observation des gonades.

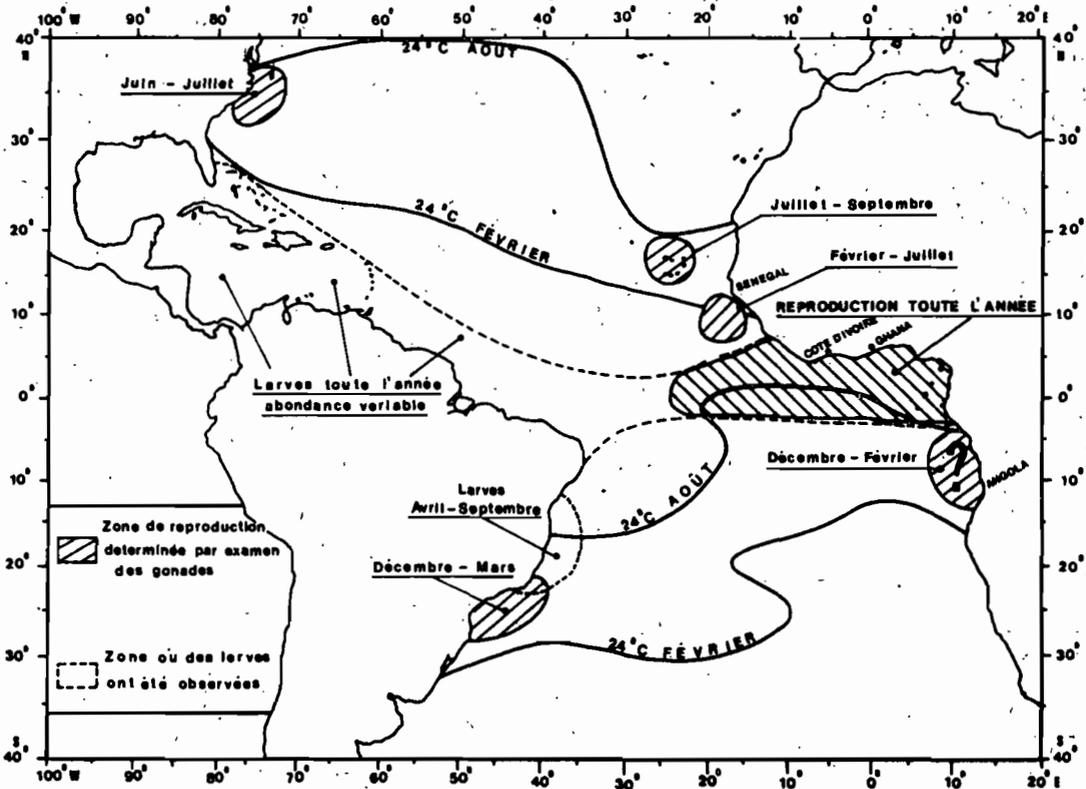


Figure 6.11 Répartition spatio-temporelle de la reproduction du listao (*Katsuwonus pelamis*) de l'Atlantique (d'après Cayré, 1984).

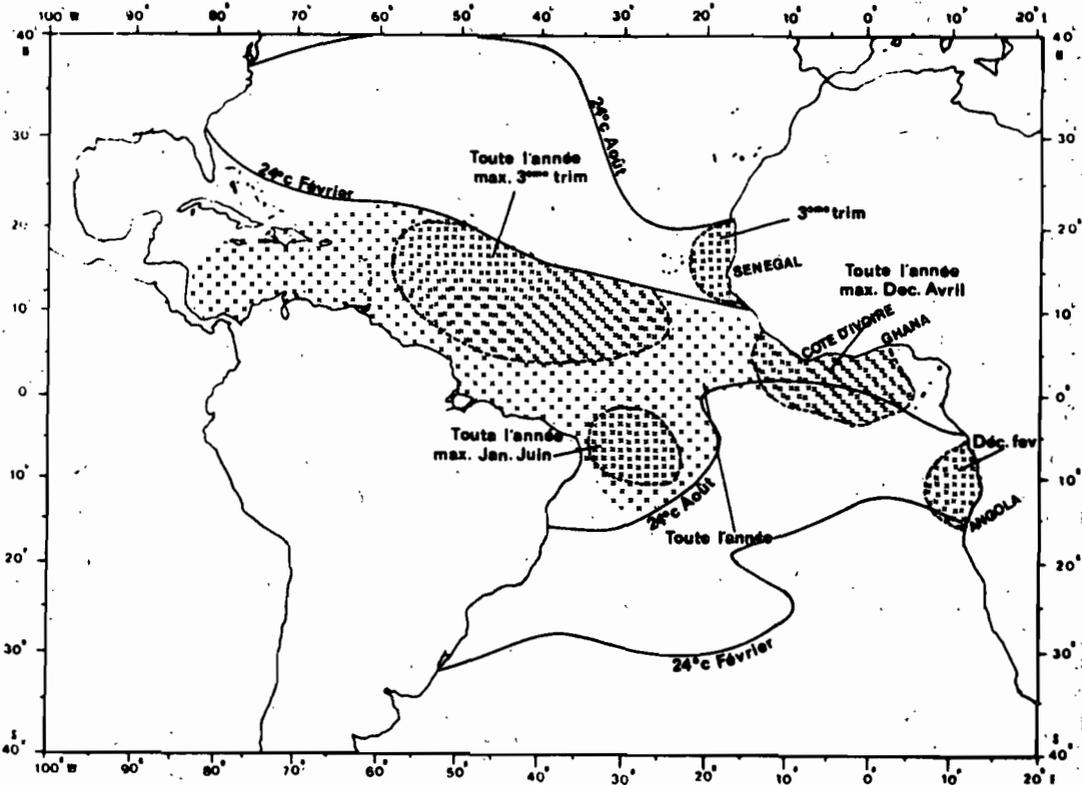


Figure 6.12 Répartition spatio-temporelle schématique de la reproduction du patudo dans l'Atlantique, d'après les observations faites sur les larves et la maturité des gonades. La densité des points de la figure traduit l'intensité relative des pontes présumées. On remarquera que la ponte se fait de manière plus ou moins permanente dans une vaste zone équatoriale et qu'une importante strate de reproduction se situe au large des côtes nord-est du Brésil et du Venezuela au 3ème trimestre.

6.1.1.6.3. Nombre d'émissions d'oeufs (tableau 6.1)

La détermination du nombre de pontes ou émissions d'oeufs dont est capable un individu est un problème particulièrement difficile à résoudre à partir de poissons capturés dans leur milieu naturel. Ce problème est d'autant plus délicat à résoudre, que les aires et périodes de reproduction sont extrêmement étendues, comme nous l'avons vu pour l'albacore, le listao et le patudo. Il est ainsi actuellement impossible, à partir de travaux conduits dans l'Atlantique, et pour aucune de ces trois espèces, de dire avec précision de combien d'émissions d'oeufs par an elles sont capables, et l'on est obligé de se contenter d'hypothèses.

D'après les mensurations d'ovocytes effectuées sur les gonades femelles à un stade avancé de maturation, et cela pour les trois espèces (Albaret, 1977; Cayré et Farrugio, 1986; Alekseev et Alekseeva, 1980) on constate :

- que les distributions de fréquence de taille des ovocytes sont de type plurimodal (plusieurs groupes distincts d'ovocytes en maturation),
- que l'on peut observer parfois dans ces gonades, et en plus des ovocytes en maturation, de gros ovocytes atrésiques (en cours de résorption), qui sont les restes d'une émission d'oeufs récente.

Ces deux observations ont conduit à la conclusion selon laquelle, l'albacore, le listao et le patudo effectuent plusieurs émissions successives d'oeufs.

D'après le nombre de groupes (ou modes) d'ovocytes visibles dans les distributions de fréquence chez les femelles à un stade avancé de maturation (figures 6.2, 6.3 et 6.4), en supposant que chacun de ces groupes évolue bien jusqu'à la ponte et que d'autres groupes n'apparaissent pas immédiatement après la ponte de ceux-ci, on peut faire les hypothèses suivantes sur le nombre d'émissions d'oeufs possibles :

albacore : 3 émissions
listao : 4 émissions
patudo : 3 émissions

Ces différentes émissions d'oeufs se feraient successivement au cours d'une période de ponte donnée, il conviendrait donc, de multiplier ces chiffres par le nombre estimé de périodes de ponte de chacune des espèces; cette estimation du nombre de périodes de ponte conduit à faire d'autres hypothèses plus aléatoires encore, basées sur l'observation de l'évolution des index de maturité dans une zone donnée et sur les migrations possibles d'une zone à l'autre. L'albacore et le patudo pourraient ainsi avoir deux ou trois périodes de reproduction par an, ce qui conduirait à des nombres d'émissions d'oeufs compris entre 5 et 10 (tableau 6.1).

Le cas du listao est encore plus délicat, puisqu'il semble capable de se reproduire un peu toute l'année sans période bien marquée et d'accomplir très rapidement son cycle de maturation (Cayré, 1985). Très récemment cette aptitude du listao, à procéder à des émissions d'oeufs successives très rapprochées semble bien mise en évidence par le remarquable travail de Hunter, Beverly et Macewicz (1986) sur les listaos du Pacifique; après une étude histologique très précise des gonades de listaos ces auteurs arrivent à la conclusion que cette espèce peut émettre des oeufs tous les 1,18 jours pendant toute la durée de sa période de reproduction. Si l'on fait l'hypothèse que cette saison de reproduction dure au moins 3 mois, on aboutit à l'estimation de 76 émissions d'oeufs par an.

Nous insisterons encore une fois sur le caractère hypothétique de l'ensemble de ces résultats; la fécondité en général peut en effet varier

selon de multiples facteurs : taille et âge des individus, variations climatiques et environnementales etc...

6.1.1.7 Fécondité

Par le terme "fécondité", c'est en général en fait la "fécondité partielle individuelle" qui est désignée. Il s'agit selon la définition adoptée lors du "groupe de travail sur la reproduction des espèces exploitées dans le golfe de Guinée" (ISRA-ORSTOM, 1979) du "nombre d'ovocytes du dernier mode présents dans les ovaires au stade de pré ponte type, avant que l'émission ne commence"; ce nombre est censé correspondre au nombre d'oeufs pondus lors d'une émission d'oeufs. En toute rigueur la "fécondité totale" annuelle d'un individu d'une espèce donnée, sera égale à la somme des fécondités partielles correspondant à chacune des émissions d'oeufs faites par cet individu au cours d'une année.

6.1.1.7.1 Fécondité partielle

La fécondité est fonction de divers paramètres propres à chaque espèce et à chaque individus (taille, poids du poisson, poids des gonades, index de maturité...); on l'exprime le plus généralement en fonction de la longueur des individus.

Albacore

La relation fécondité (partielle) - longueur à la fourche a été calculée ici à partir des données recueillies par Albaret (1976), elle s'exprime par :

$$F = 39,62 LF - 3056$$

avec $r = 0,343$ et $n = 198$ (nombre d'observations)

F = fécondité en milliers d'oeufs

LF = longueur à la fourche en centimètres

On voit (figure 6.13) qu'un albacore selon sa taille peut émettre de 1 à 6 millions d'oeufs par émission (tableau 6.1). On notera la faible valeur du coefficient de corrélation (r), qui indique une très forte variabilité de la fécondité pour une taille donnée. Les raisons de cette forte variabilité n'ont pas encore été explorées pour l'albacore.

Listao

La relation fécondité - longueur à la fourche (Cayré et Farrugio, 1986) s'exprime par :

$$F = 17,817 LF - 544,811$$

avec $r = 0,527$ $n = 231$ (nombre d'observations)

F = fécondité en milliers d'oeufs

LF = longueur à la fourche en centimètres

Ce sont donc de 100000 à peu plus de 1 millions d'oeufs (tableau 6.1) qui peuvent être émis en une seule fois par un listao selon sa taille (figure 6.14). Cette fécondité peut aussi s'exprimer en nombre moyen d'oeufs émis (en une seule fois) par gramme de poids du corps de l'animal entier; c'est ce que l'on désigne par le terme "fécondité relative partielle". Dans le cas du listao la fécondité relative partielle semble légèrement diminuer quand la taille des individus augmente, mais se situe en moyenne aux alentours de 100 oeufs émis par gramme de poids total (Cayré et Farrugio, 1986). Par ailleurs, Cayré et Farrugio (1986) ont montré que la forte variabilité de la fécondité pour une taille donnée de listao semble liée à la zone de capture du poisson : ainsi la fécondité des individus échantillonnés décroît quand on s'écarte de la zone équatoriale pour aller vers les régions tropicales nord ou sud.

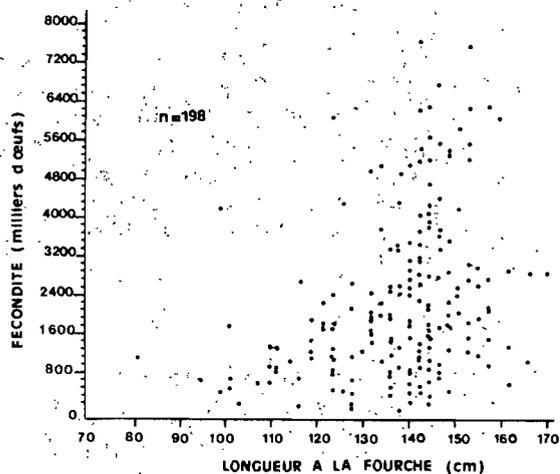


Figure 6.13 Relation entre la fécondité partielle individuelle et la taille de l'albacore de l'Atlantique tropical oriental.

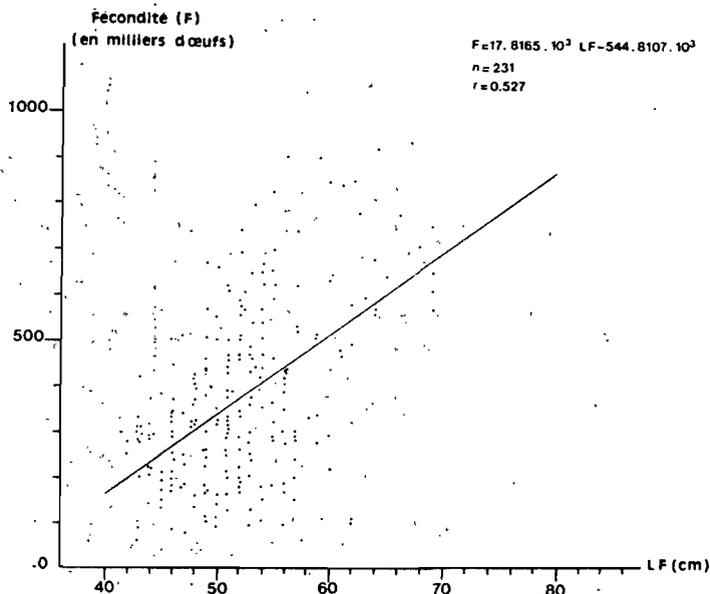


Figure 6.14 Relation fécondité-longueur à la fourche (LF) du listao de l'Atlantique Est (d'après Cayré et Farrugio, 1986).

Tableau 6.1

Fécondités partielles et totales (exprimées en millions d'œufs pondus) de l'albacore, du listao et du patudo de l'Atlantique tropical oriental.
 (1) Patudo: L'absence d'études approfondies sur la fécondité de cette espèce dans l'Atlantique et les informations fragmentaires recueillies dans le Pacifique conduisent en première approximation à extrapoler les résultats de l'albacore à cette espèce.

ESPECE	FECONDITE PARTIELLE (nb. d'œufs émis une seule fois)	NOMBRE TOTAL D'EMISSIONS D'OEUFS	FECONDITE TOTALE ANNUELLE (nb.d'œufs émis)
ALBACORE	1 à 6 millions	4 à 10	4 à 60 millions
PATUDO (1)	id	id	id
LISTAO	0.1 à 1 million	76	7.6 à 76 millions

Le faible coefficient de corrélation (r) et la dispersion des points que l'on observait aussi dans la relation fécondité-longueur de l'albacore (figure 6.13), pourrait s'expliquer de la même manière que pour le listao; cependant on remarquera que les albacores qui ont servi à Albaret pour établir cette relation proviennent d'une zone beaucoup plus réduite (figure 6.6) (golfe de Guinée) que celle dont proviennent les listaos échantillonnés par Cayré et Farrugio (20° nord - 10° sud).

Patudo

Aucune étude de fécondité n'a encore été faite à ce jour dans l'Atlantique. Dans le Pacifique une étude assez ancienne (Yuen, 1955) semble indiquer que le patudo a une fécondité partielle voisine de celle de l'albacore (de 2,9 à 6,3 millions d'oeufs pondus par émission).

6.1.1.7.2 Fécondité totale

Pour connaître la fécondité totale de chacune des trois espèces, il faudrait déterminer le nombre annuel d'émissions et les fécondités partielles correspondant à chaque émission. Nous avons déjà évoqué la difficulté de déterminer le nombre d'émissions d'oeufs; par ailleurs ce nombre d'émissions semble variable selon l'âge des individus (Rossignol, 1968; Albaret, 1977) et très probablement selon l'environnement biologique (abondance de l'espèce considérée, abondance de nourriture et de prédateurs) et l'environnement physico chimique.

Albaret (1977) fait l'hypothèse selon laquelle la fécondité partielle de l'albacore serait la même pour les 2 ou 3 émissions d'oeufs successives d'une même saison de ponte de l'albacore. Mais cette hypothèse n'a pas été vérifiée et on n'a encore jamais analysé les différences éventuelles de fécondité partielle d'une saison de ponte à l'autre, saisons qui semblent être au nombre de 2 ou 3.

D'après les analyses conduites sur la fécondité du listao, Cayré et Farrugio ont montré que la fécondité était variable selon la provenance géographique des poissons, mais ils évoquent l'hypothèse selon laquelle cette variabilité serait plus liée au rang de l'émission, qu'au lieu de capture des individus.

Pour le patudo aucune analyse n'a été faite, les résultats obtenus sur l'albacore seront donc extrapolés à cette espèce.

Compte tenu de toutes ces incertitudes et en négligeant complètement toutes les causes de variabilité, on peut avec une extrême circonspection estimer la fécondité totale en multipliant la fécondité partielle de chaque espèce par le nombre annuel d'émissions estimé; les résultats concernant la fécondité totale annuelle des 3 espèces sont alors :

Albacore et patudo (tableau 6.1) de 5 à 60 millions d'oeufs par an; ces chiffres sont très probablement sous estimés si l'on admet comme pour le listao une succession plus rapide et plus fréquente des émissions d'oeufs au cours de la saison de ponte.

Listao (tableau 6.1) : estimation minimale de 7,6 à 76 millions d'oeufs pondus par individu et par an; la fécondité totale moyenne serait d'environ 34 millions d'oeufs si l'on admet une fécondité partielle moyenne de 450000 oeufs par émission.

6.1.1.8 Conclusions

Des différents résultats et connaissances réelles ou hypothétiquement les plus probables, exposés dans ce chapitre on peut déduire un certain nombre de traits communs aux stratégies de reproduction de l'albacore, du listao et du patudo :

- les sexes sont séparés et la fécondation externe.
- la ponte semble s'effectuer dans les eaux chaudes de la couche de surface (0-50 mètres)
- la taille des oeufs est très voisine chez ces 3 espèces : diamètre compris entre 1 et 1,5 mm.
- l'éclosion des oeufs intervient rapidement (24 heures) après leur fertilisation et le stade larvaire ne dure ensuite qu'une quinzaine de jours.
- les zones de ponte sont très vastes; on distingue une grande aire de ponte plus ou moins permanente située de part et d'autre de l'équateur et deux zones tropicales (nord et sud), dans lesquelles la saison de ponte est limitée à la saison chaude.
- chez les trois espèces la reproduction se fait par de multiples émissions d'oeufs successives.

Cette stratégie de reproduction expliquerait la faible variabilité du recrutement (de 1 à 5 pour l'albacore (Fonteneau, 1985) et de 1 à 2 pour le listao (Cayré, 1985) que l'on estime à l'heure actuelle pour ces espèces. Au sein de cette stratégie générale de reproduction commune aux trois espèces, il apparaît un certain nombre de particularismes propres à chaque espèce. L'essentiel de ce qui concerne la reproduction du patudo étant déduit des travaux intéressants l'albacore nous nous limiterons à ne souligner que les particularismes, ou "tactiques de reproduction" qui semblent différencier l'albacore et le listao.

- Fécondité et cycle de reproduction :

L'albacore a une fécondité partielle (nombre d'oeufs émis en une seule fois) plus importante que le listao car sa taille, quand il se reproduit, et la taille de ses ovaires sont plus importantes que celles du listao pour des oeufs ayant sensiblement le même volume.

Or on peut affirmer d'après les analyses de cohortes (chapitre 8) que dans l'Atlantique les listaos sont plus nombreux que les albacores. Pour compenser sa fécondité partielle plus faible, et moyennant des taux de survie larvaire qu'en première approximation on peut estimer identiques chez les deux espèces, le listao se reproduit toute l'année très activement dans la zone équatoriale, selon une tactique "opportuniste" (Cayré et Farrugio, 1986), alors que l'albacore au sein de la même zone se reproduit préférentiellement à certaines époques et en certains lieux. Le listao serait donc capable de procéder à de beaucoup plus nombreuses et fréquentes émissions d'oeufs que l'albacore, ce qui serait rendu possible par un cycle de maturation très rapide des gonades et des ovocytes qu'elles contiennent.

Chez l'albacore les relations entre les individus qui vivent en profondeur et ceux de surface, ainsi que la participation de ces deux groupes (ou stocks ?) à la reproduction de l'espèce (Fontana et Fonteneau, 1978; Yanez et Barbieri, 1980) restent à préciser, car elle procèdent très probablement aussi d'une tactique de reproduction bien précise.

La stratégie de reproduction du patudo, similaire à celles de l'albacore et du listao, bien que mal étudiée semble indiquer des migrations importantes vers les lieux de reproduction équatoriaux pour les gros individus que l'on rencontre en abondance jusqu'à des latitudes très importantes (50° nord - 50° sud); cette contrainte apparente reste à démontrer et l'ensemble du schéma de reproduction du patudo mériterait d'être mieux défini.

De nombreux autres points, concernant notamment la variabilité de la fécondité (ou du schéma de reproduction lui-même) et les causes de cette variabilité restent à explorer pour les trois espèces.

6.1.2. Sex-ratio

6.1.2.1. Définition et expression

Le sex ratio se définit comme le rapport du nombre de mâles au nombre de femelles : néanmoins de nombreux auteurs désignent souvent par ce terme la proportion de mâles ou de femelles, exprimée en pourcentage du nombre total d'individus dont le sexe a été déterminé. Le sex ratio s'exprime soit pour l'ensemble de la population échantillonnée, soit plus précisément par classe de taille des individus qui composent l'échantillon.

6.1.2.2. Albacore

Le sex ratio a souvent été calculé globalement pour l'ensemble des albacores composant les échantillons recueillis (Postel, 1955; Rossignol, 1968; Lenarz et al., 1974; Yonemori et Honma, 1975; Albaret, 1977). De ces différents travaux il ressort (tableau 6.2) que le sex ratio est généralement déséquilibré en faveur des mâles quand les poissons échantillonnés proviennent d'engins de surface (canne et senne) et en faveur des femelles dans les pêcheries palangrières. La prédominance globale des femelles dans les échantillons récoltés à partir de pêches palangrières est en fait due à une surabondance importante des femelles chez les individus de moins de 150 cm de longueur à la fourche (figure 6.15). La prédominance des mâles chez les individus de grande taille apparaît clairement aussi bien dans les échantillons capturés à la senne à partir d'une taille de 140 cm (Albaret, 1977) que dans ceux capturés à la palangre à partir d'une taille de 150 cm (figure 6.15).

Ce phénomène constaté chez les albacores des trois océans peut s'expliquer de quatre façons :

- Capturabilité des femelles plus faible que celle des mâles à partir d'une taille de 140 cm .
- Inversion sexuelle des femelles de grande taille qui deviendraient alors des mâles.
- Croissance différente pour les deux sexes et notamment une taille maximale plus petite chez les femelles que chez les mâles.
- Mortalité naturelle plus élevée des femelles.

Si les deux premières explications semblent pouvoir être écartées (Albaret, 1977), il faut retenir les deux dernières pour expliquer l'évolution constatée du sex ratio avec la taille. Les proportions similaires (du moins dans les échantillons de surface) des deux sexes jusqu'à une taille de 140 cm, semblent indiquer que jusqu'à cette taille la croissance et la mortalité des mâles et des femelles sont similaires. A partir de 140 cm les femelles pourraient avoir soit à la fois une croissance plus lente et surtout une taille maximale plus faible que celle des mâles et une mortalité naturelle plus élevée, soit simplement une mortalité naturelle beaucoup plus élevée (liée au processus de ponte ?) que celle des mâles, tout en conservant une croissance identique. Il n'est pas possible à l'heure actuelle de choisir entre ces deux hypothèses ; la croissance des mâles et des femelles d'albacore n'ayant pas été abordée séparément, et celle des grands individus en général étant toujours mal définie.

La divergence du sex ratio qui apparaît chez les individus de moins de 150 cm, entre les individus capturés à la senne et ceux capturés à la palangre (figure 6.15) est très probablement significative; bien qu'elle soit à ce jour encore largement inexplicée, on peut penser qu'elle traduit des différences de comportement liées à la reproduction des individus de surface et de ceux vivant en profondeur (paragraphe 6.1.1.6.2.).

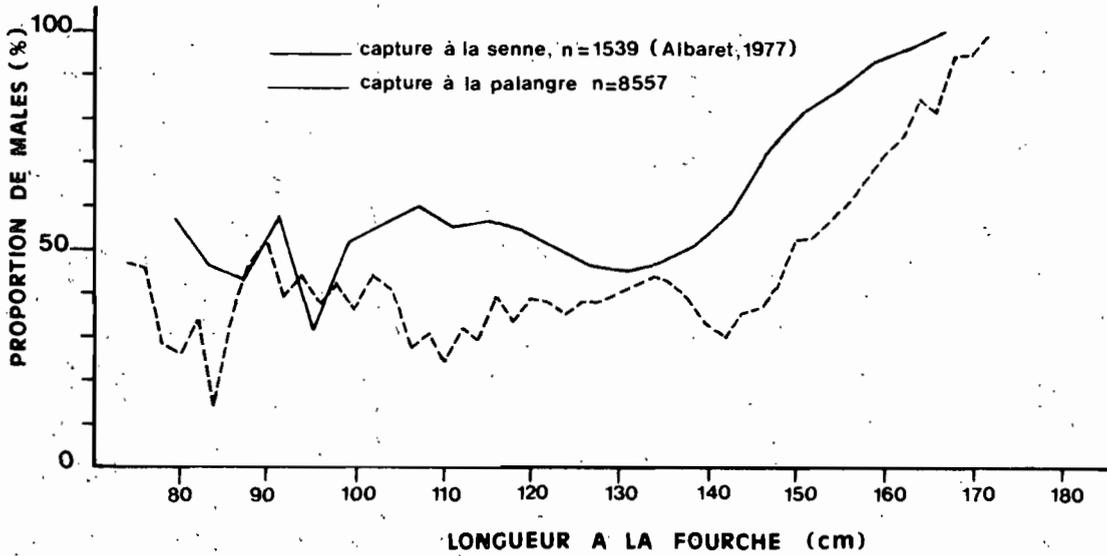


Figure 6.15 Evolution du pourcentage d'albacore mâles en fonction de la taille et selon la méthode de pêche (senne ou palangre). Les nombres totaux (n) d'individus mâles et femelles échantillonnés sont mentionnés.
 N.B.: Les données non publiées concernant les individus capturés à la palangre ont été récoltées par le Far Seas Fisheries Research Laboratory (Shimizu, Japon) et nous ont aimablement été communiqués par M. S. Kume.

Tableau 6.2

Sex-ratio et pourcentages de mâles et de femelles d'albacore (*Thunnus albacares*) observés dans les captures réalisées dans l'Atlantique par différents engins de pêche.

Auteurs	Lieu	Engin de pêche	Nombre total mâles + femelles	Sex-Ratio	%mâles	%femelles
POSTEL (1955)	CAP-VERT	canne	252	1.27	56.0	44.0
ROSSIGNOL (1968)	CAP-VERT	canne	982	0.78	43.8	56.2
LENARZ et al., (1974)	Atlantique	canne+senne	-	1.06	51.5	48.5
		palangre	-	1.44	59.4	40.6
YONEMORI and HONMA (1975)	Atlantique est	senne	197	1.22	53.8	46.2
ALBARET (1977)	Golfe de Guinée	senne	1540	1.45	59.2	40.8

6.1.2.3. Listao

Cayré et Farrugio (1986) ont montré à partir d'un important échantillonnage de listao ($n = 16547$) représentatif de la population exploitée dans l'Atlantique (canneurs et senneurs), que contrairement à l'albacore le sex-ratio global du listao n'est pas différent de 1 (valeur exacte : 0,99 soit 49,7 % de mâles).

L'analyse de ce sex ratio par classes de tailles montre, selon les mêmes auteurs, que les mâles et les femelles sont toujours en proportion statistiquement égales quelque soit la taille considérée (tableau 6.3 et figure 6.16). Ce résultat contredit ce qui a parfois été observé dans certaines régions de l'Océan Pacifique (Orange, 1961) ou de l'Océan Indien (Stequert, 1976), à savoir une dominance des mâles dans les grandes tailles.

Les calculs de sex ratio par zones de l'Océan Atlantique (Cayré et Farrugio, 1986), indiquent qu'un surnombre de mâles (Brésil, Libéria) ou de femelles (Iles Canaries, Açores) peut parfois être observé localement sans que l'on puisse l'expliquer en fonction des paramètres habituels (taille des individus, engin ou saison de pêche).

6.1.2.4. Patudo

Les principaux calculs de sex ratio du patudo de l'Atlantique ont tous été faits à partir d'échantillons d'individus capturés à la palangre (Sakamoto, 1969 ; Gaikov, 1983). A partir des données de sex ratio publiées par Sakamoto pour différentes zones recouvrant bien l'ensemble de la pêcherie de cette espèce, on peut calculer un sex ratio global qui est de 1,39 (pour 5404 individus échantillonnés). Les données publiées par Gaikov (1983) pour différentes strates spatio-temporelles, permettent de calculer un sex ratio global moyen de 1,54. Les patudos mâles sont donc en surnombre, et cela quelque soit la zone considérée.

On peut raisonnablement penser, sachant que la méthode de pêche (palangre) permet d'échantillonner essentiellement les gros individus, que comme pour l'albacore il y aurait un déséquilibre progressif du sex ratio en faveur des mâles à partir d'une certaine taille. Bien qu'aucune analyse du sex ratio par classe de longueur ne soit disponible pour le patudo de l'Atlantique, les résultats obtenus dans le Pacifique (Kume et Joseph, 1966) semblent confirmer cette hypothèse, puisque le pourcentage de mâles augmente avec la taille pour être d'environ 75 % à partir d'une taille de 170 centimètres. Shomura et Keala (1963) constatent que le sex ratio des patudos capturés à la palangre près des Iles Hawaï est progressivement déséquilibré en faveur des mâles pour les individus de 125 cm et plus.

Dans l'état actuel des connaissances, on ne peut cependant éliminer totalement l'hypothèse d'un comportement différentiel des mâles et des femelles de patudo parfois évoqué pour expliquer une surabondance des mâles (Gaikov, 1983), ou même une surabondance de femelles chez des individus de grande taille (Zavala Camin, 1978), phénomènes que l'on peut observer dans certaines régions.

6.1.3. Croissance

6.1.3.1. Introduction

La croissance est un aspect de la biologie des poissons essentiel à connaître pour l'utilisation de nombreux modèles de dynamique des populations et donc pour la gestion des stocks. Après un rappel succinct des principales méthodes utilisées pour déterminer l'âge des trois espèces de thons qui nous intéressent (albacore, listao et patudo), nous exposerons les résultats; quand un choix important de publications se

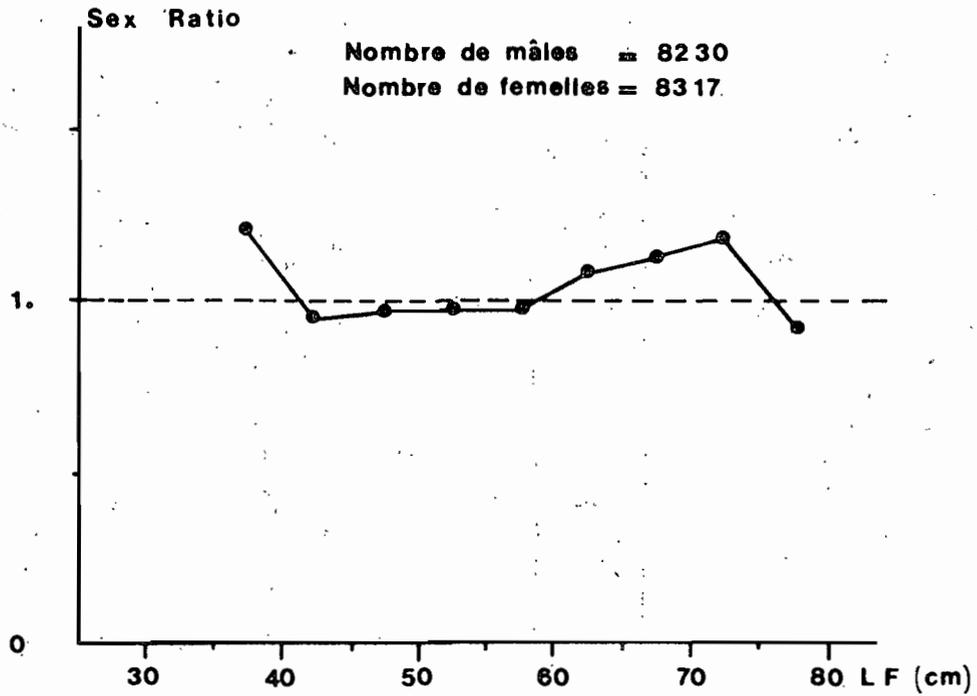


Figure 6.16 Sex-ratio (nombre de mâles/nombre de femelles) du listao de l'Atlantique par classes de taille de 5 cm (longueur à la fourche) (d'après Cayré et Farrugio, 1986).

Tableau 6.3

Listao (*Katsuwonus pelamis*): sex-ratio calculé par classes de taille (longueur à la fourche) de 5 cm et correspondant à des individus capturés dans l'ensemble de l'Atlantique. (D'après Cayré et Farrugio, 1986).

Classe de taille LF (cm)	30-34	35-39	40-44	45-49	50-54	55-59	60-64	65-69	70-74	75-80	Total
Nombre observations	12	431	2500	4395	4357	2904	1325	577	190	29	16720
Sex-ratio mâles/femelles	5.000	1.261	0.956	0.968	0.973	0.969	1.077	1.121	1.184	0.933	0.990
CHI 2	2.67	4.96*	1.25	1.15	0.80	0.73	1.81	1.89	1.35	0.03	0.46

* CHI 2 significatif au seuil de 5%

présentera nous ne retiendrons que les ouvrages les plus récents et/ou ceux qui s'appuient sur un échantillonnage de poissons important (nombre et gamme de taille des individus concernés).

6.1.3.2. Méthodes de détermination et expression des résultats

Trois techniques différentes sont très généralement utilisées pour déterminer la croissance des poissons : le suivi des filiations modales observables dans les distributions de fréquences de la taille d'individus échantillonnés, la lecture directe de l'âge sur différentes pièces dures (os, écailles, otolithes...) et le marquage. Nous aborderons successivement la description sommaire de chacune de ces méthodes.

6.1.3.2.1. Suivi des filiations modales ou méthode de Petersen (1895)

Cette méthode consiste à suivre l'évolution dans le temps et donc la croissance des tailles modales qui apparaissent dans les distributions de fréquences des longueurs; les données de fréquence de taille des poissons proviennent d'échantillons en général recueillis avec une périodicité régulière (tous les mois par exemple). On suppose donc que les individus naissent en différents groupes successifs et que ces groupes seront identifiables par leur taille moyenne (ou modale) dans les échantillons de fréquence de tailles réalisés périodiquement. On conçoit que la méthode sera d'autant plus facile à appliquer que, comme l'indique Postel (1955), "la période de ponte est courte et la population homogène".

A partir de ce principe, il existe de nombreuses techniques pour décomposer des distributions plurimodales (dont les modes se recouvrent plus ou moins), en différents modes caractéristiques dont on suit alors l'évolution dans le temps (Cassie, 1954; Tanaka, 1962; Hasselblad, 1960; Bhattacharya, 1967; Gheno et Le Guen, 1968; Pauly et David, 1981...).

6.1.3.2.2. Lecture directe de l'âge

Cette méthode repose sur l'observation selon laquelle la croissance d'un poisson n'est pas régulière et que tout arrêt ou même ralentissement de cette croissance pour quelque cause que cela soit (raréfaction de nourriture, température du milieu, reproduction, migration, maladies...) va se matérialiser par un phénomène visible dans certains tissus calcifiés (squelettiques ou non) de ce poisson, tels que : vertèbres, maxillaires, écailles, otolithes, rayons des nageoires... L'apparition de ces marques d'arrêt de croissance peut même être fonction du rythme biologique interne; la périodicité de leur formation est dans ce cas très précise, environ 24 heures, et l'on parle alors de "stries d'accroissements journaliers".

Une fois établie et connue la périodicité d'apparition de ces différentes marques d'arrêt de croissance dans les tissus, il est possible par simple comptage de celles-ci de déterminer l'âge individuel des poissons recueillis. Pour établir une courbe de croissance, on peut, soit répéter ces observations sur plusieurs poissons de tailles différentes, soit si l'on connaît la relation mathématique liant le nombre de marques et la taille ou l'âge de l'espèce concernée, procéder à partir d'un nombre limité d'individus au "rétrocalcul" des tailles ou âges correspondants à chaque marque d'arrêt de croissance.

Nous soulignerons ici que, outre les techniques de préparation et de lecture souvent délicates, la principale difficulté de la méthode réside dans la "validation" des résultats à savoir la détermination précise de la périodicité d'apparition des marques d'arrêt de croissance.

Pour des poissons que l'on peut difficilement garder en élevage, comme les thons, la technique de validation la plus courante consiste à injecter à des poissons préalablement mesurés et identifiés par une marque, des substances telles que la tétracycline. Ces substances ont en effet la

propriété de se fixer presque instantanément dans les tissus calcifiés en cours de croissance et d'y laisser une marque bien visible et précise; lorsque ce poisson est recapturé on peut donc clairement identifier les éventuelles marques d'arrêt de croissance qui se sont déposées entre les dates de marquage et de recapture.

6.1.3.2.3. Marquage

Cette technique consiste à poser des marques sur des poissons vivants, préalablement mesurés, et à relâcher ensuite ces poissons. La recapture ultérieure de ces individus identifiables par leurs marques, permet de déterminer leur croissance à partir du rapport entre l'accroissement de taille observé et le temps écoulé entre le marquage et la recapture. Pour être efficace cette méthode exige que le nombre de poissons recapturés soit suffisant; l'importance du nombre de poissons à marquer sera donc fonction de la surface dans laquelle ces poissons sont susceptibles de se déplacer (migrations) et de leur taux d'exploitation. Par ailleurs une bonne précision dans les mensurations des tailles au marquage et à la recapture est indispensable au succès de cette technique.

6.1.3.2.4. Expression des résultats

Les résultats obtenus par l'application des trois méthodes évoquées ci-dessus, s'expriment en général le plus souvent selon les trois manières suivantes :

- Le taux de croissance : c'est l'accroissement (exprimé en millimètres ou en centimètres) de la taille ou du poids par unité de temps (en général le mois ou l'année). Le taux de croissance est souvent donné par gamme de tailles ou de poids des poissons.

- La clé âge-taille (ou poids) : c'est un tableau de correspondance entre l'âge réel, ou relatif, et la taille du poisson ou son poids.

- La loi de croissance de Von Bertalanffy (1938); cette loi s'exprime selon l'équation classique :

$$L_t = L_{\infty} (1 - e^{-k(t-t_0)})$$

avec L_t = longueur à l'âge t
 L_{∞} = longueur asymptotique
 k = taux de croissance
 t_0 = âge théorique auquel la taille est nulle

La courbe exponentielle, qui correspond à cette équation, va tendre vers une longueur asymptotique dont la valeur est symbolisée par L_{∞} . Il faut donc bien remarquer que cette longueur L_{∞} est essentiellement un paramètre mathématique, caractéristique de l'équation de Von Bertalanffy. La valeur de ce paramètre dépend essentiellement de la composition en taille des poissons de l'échantillon utilisé pour calculer l'équation de croissance; ce n'est que si l'ensemble des individus (y compris les plus grands) est bien représenté dans les échantillons utilisés que L_{∞} correspondra assez bien avec la taille moyenne des plus grands individus échantillonnés. On ne peut donc a priori assimiler L_{∞} à la taille maximale que l'espèce considérée peut atteindre dans la nature.

Nous indiquerons donc indépendamment des valeurs de L_{∞} , les tailles maximales de chacune des espèces qui ont réellement été observées. Il convient également de souligner ici, qu'en règle générale il est dangereux d'extrapoler les résultats de croissance obtenus à partir d'un échantillon de poissons couvrant une gamme de taille donnée, en dehors de cette gamme de taille.

6.1.3.3. Résultats

Nous donnerons successivement pour les trois espèces, albacore, listao et patudo, les résultats obtenus par chacune des différentes méthodes

d'étude de la croissance; nous indiquerons enfin le résultat global et synthétique le plus probable concernant la croissance de l'espèce considérée.

6.1.3.3.1. Albacore

Lecture directe de l'âge

- Ecailles

Le premier travail important sur la lecture directe de l'âge de l'albacore de l'Atlantique à partir de lectures d'écailles a été publié par Yang, Nose et Hiyama (1969) à partir d'un échantillon de 296 albacores pêchés à la palangre; ces auteurs ont effectué des lectures d'écailles prélevées sous la quatrième pinnule dorsale des individus. Leurs résultats calculés à partir de 144 individus sont :

- Taux de croissance : 34 cm/an (i.e. 2,8 cm/mois) pour des individus dont la taille (déterminée par retrocalcul) est comprise entre 66 cm et 130 cm.

- Equation de Von Bertalanffy : Si l'on admet l'hypothèse avancée par Yang et al., selon laquelle les marques d'arrêt de croissance apparaissent 2 fois par an (en mai et en septembre), les paramètres de croissance calculés par ces auteurs ($L_{\infty} = 222,8$ cm; $k = 0,139$) correspondent donc à une échelle de temps semestrielle puisque 6 mois séparent la formation de deux marques d'arrêt de croissance successives; ramenés à une échelle annuelle ces paramètres deviennent : $L_{\infty} = 222,8$ cm ; k (annuel) = 0,278.

- Clé âge-taille : l'âge donné est un âge relatif car les auteurs soulignent qu'ils n'ont pu déterminer la périodicité d'apparition des annulations (2 par an aux mois de mars et septembre) que par analogie avec des hypothèses faites dans le Pacifique, et qu'ils ne connaissent pas l'âge lors de l'apparition de la première annulation; l'âge relatif (exprimé en semestres) correspondant à chaque marque d'arrêt de croissance serait donc selon cette double hypothèse :

AGE RELATIF (SEMESTRES)	1	2	3	4	5
Taille (cm)	66.1	86.1	104.1	120.0	132.93

- Premier rayon de la nageoire dorsale

Draganick et Pelczarski (1984), ont tenté de déterminer la croissance de l'albacore de l'Atlantique à partir de la lecture de 171 coupes transversales du premier rayon de la nageoire dorsale d'albacores capturés à la palangre. Les auteurs soulignent le côté hypothétique de leurs résultats en s'appuyant sur les observations suivantes :

- Pas de réelle validation de la périodicité d'apparition des marques d'arrêt de croissance (estimée à 2 par an).

- Echantillon de taille réduite et intéressant essentiellement les gros individus (taille supérieure à 120 cm).

Nous ajouterons à ces observations que, comme l'expérience l'a montré, plus les individus sont grands, comme c'est le cas ici, plus les coupes du premier rayon deviennent difficiles, voire impossibles, à lire en raison du remaniement osseux qui intervient au centre de ce rayon et rend illisible cette partie centrale très importante.

Compte tenu de ces observations, les paramètres de l'équation de Von Bertalanffy calculés par ces auteurs sont :

$$L_{\infty} = 192,4 \text{ cm}; k(\text{annuel}) = 0,37; t_0 = - 0,003 \text{ année}$$

Filiations modales (méthode de Petersen)

Après les travaux de Le Guen et al., (1969), c'est en 1973, que le plus important travail de synthèse sur la croissance de l'albacore, déterminée à partir des distributions de fréquences de taille a été réalisé (Le Guen et Sakagawa, 1973). Les fréquences de tailles établies à partir des mesures de longueur d'albacores capturés entre le Sénégal et l'Angola de 1966 à 1970 par les flottilles thonières française et américaine (canneurs et senneurs) ont été rassemblées et analysées par ces deux auteurs.

On remarquera que la gamme des tailles recouvertes par cet échantillonnage numériquement très important comprend bien l'ensemble des albacores de 35 à 180 centimètres de long, qui étaient et sont toujours exploités dans l'Atlantique oriental; cependant, considérant comme un artefact l'aspect plus ou moins stationnaire, à des valeurs comprises entre 40 et 55 centimètres, des modes qui représentent les plus petits individus capturés, Le Guen et Sakagawa ne tiennent volontairement compte dans leurs calculs que des individus d'une taille comprise entre 60 et 171 centimètres.

Les paramètres de la meilleure estimation de croissance faite par ces auteurs pour l'ensemble des albacores de l'Atlantique est, et selon leur hypothèse d'une date de naissance fixée au 1er mars, sont :

$$L_{\infty} = 194,8 \text{ cm}; k(\text{annuel}) = 0,420; t_0 = 0,6233 \text{ années}$$

La valeur de t_0 a été fixée moyennant l'hypothèse selon laquelle les poissons recrutés à une taille de 60 centimètres ont un âge de 18 mois et compte tenu de l'existence de deux dates de naissance fixées par ces auteurs au 1er mars et au 1er juillet. La clé âge-longueur et la courbe de croissance établies à partir de cette équation (tableau 6.4, figure 6.17) indiquent une assez bonne concordance avec les résultats calculés à partir des paramètres de Yang et al., (1969), du moins pour les tailles correspondant aux ges compris entre 2 et 5 ans.

Cette courbe de croissance de Le Guen et Sakagawa a longtemps été utilisée comme référence pour tous les travaux de dynamique des populations concernant l'albacore de l'Atlantique.

Partant de l'observation selon laquelle dans la période récente qui suit celle correspondant à l'étude de Le Guen et Sakagawa, les prises de petits albacores de moins de 60 cm, ainsi que celles de gros albacores de plus de 140 cm ont fortement augmenté, Fonteneau (1980) souligne qu'il est indispensable de refaire une étude pour préciser la croissance de ces individus mal représentés dans les échantillons utilisés par Le Guen et Sakagawa.

Les échantillons recueillis de 1971 à 1977 parmi les captures des flottilles FIS de canneurs et de senneurs, ainsi que ceux provenant des flottilles ghanéenne, japonaise et coréenne qui exploitent essentiellement les petits albacores, listaos ou patudos dans le golfe de Guinée, ont été utilisés par Fonteneau (1980) pour déterminer la croissance de l'albacore. Il convient de souligner ici que cet échantillon couvre beaucoup mieux l'ensemble de la pêcherie d'albacores de l'Atlantique que ne le faisait celui disponible alors pour Le Guen et Sakagawa; l'échantillon utilisé par ces derniers était en fait une juxtaposition d'échantillonnages saisonniers de diverses origines géographiques.

Dans l'analyse de Fonteneau trois gammes de tailles (longueur à la fourche) sont considérées :

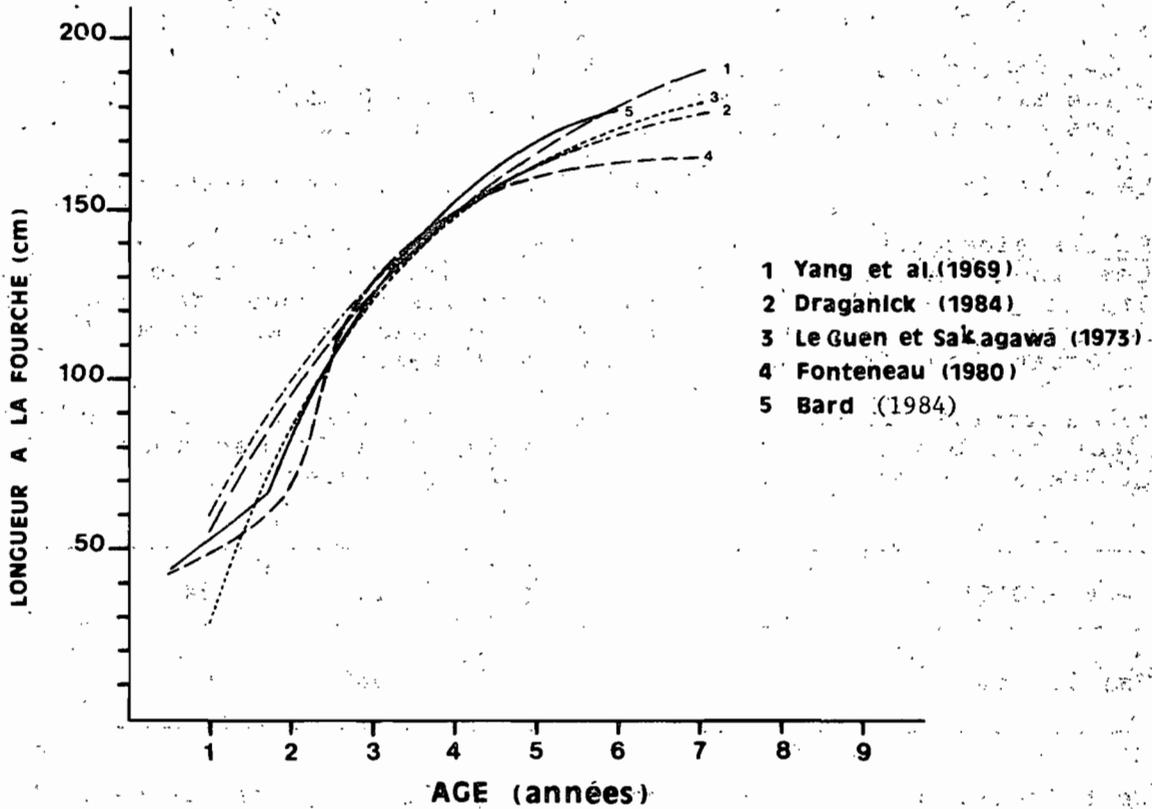


Figure 6.17 Courbes de croissance de l'albacore d'après les paramètres k et L_{∞} de l'équation de Von Bertalanffy, calculés par différents auteurs.

Tableau 6.4 Relation entre l'âge et la taille de l'albacore (*Thunnus albacares*) de l'Atlantique calculée selon les paramètres proposés par différents auteurs et déterminés par diverses méthodes. Lorsque le modèle de croissance proposé par un auteur est composé de plusieurs parties distinctes, celles-ci sont séparées par une ligne pointillée. Le domaine de stricte application théorique de ces différentes relations âge-taille est indiqué par des chiffres marqués d'un astérisque (*).

METHODE	LECTURE DIRECTE		PROGRESSION MODALE		MARQUAGE
	Yang et al (1969)	Draganick (1984)	Le Guen et Sakagawa (1973)	Fonteneau (1980)	Bard (1984)
AGE (années)					
0.5	-	-	-	42.0*	43.9*
1.0	54.1*	59.4	28.5	49.0*	52.7*
1.5	76.0*	81.8	60.0*	56.0*	61.5*
2.0	95.0*	100.5	85.5*	67.0*	82.7*
2.5	111.6*	116.0	106.2*	107.8*	106.8*
3.0	126.0*	128.9	123.0*	128.4*	125.7*
3.5	138.6	139.6	136.6*	141.7*	140.7*
4.0	149.5	148.6	147.6*	150.3*	152.4*
4.5	159.0	156.0	156.6*	156.0	161.8
5.0	167.3	162.1	163.8	159.6	169.1
5.5	174.5	167.2	169.7	162.0	174.6
6.0	180.8	171.5	174.4	163.6	179.5
6.5	186.2	175.1	178.3	164.5	-
7.0	191.0	178.0	181.4	165.2	-

- les petits albacores de 35 cm à 70 cm
- les albacores de taille moyenne (70 cm à 130 cm)
- les gros albacores (taille supérieure à 130 cm)

Le suivi des filiations modales donne alors les résultats suivants:

Petits albacores (LF de 35 à 70 cm et soit P de 0,8 à 6,7 kg) :

Ces individus semblent grandir en suivant une loi de croissance ralentie (figure 6.18), avec un taux de croissance moyen de 1,56 cm/mois (18,7 cm/an) très inférieur à celui calculé pour la même gamme de taille selon l'équation de Le Guen et Sakagawa (4,9 cm/mois).

La relation âge-taille, donnée par Fonteneau, pour les petits albacores est basée sur les déplacements observés des modes, et sur l'hypothèse d'une date de naissance fixée au 15 janvier :

AGE (MOIS)	6	12	18	24
Taille (cm)	42	49	56	67

Cette relation est incluse dans la clé générale âge-taille de Fonteneau (tableau 6.4).

Albacores de taille moyenne (70 à 130 cm ; soit 6,7-42,1 kg)

Les paramètres de l'équation de Von Bertalanffy calculés par Fonteneau pour les individus de cette gamme de taille sont :

$$L_{\infty} = 166,4 \text{ cm}; k(\text{annuel})=0,864; t_0 = 1,2917 \text{ années}$$

Ces paramètres et la clé âge-taille qu'il permettent de calculer pour les albacores compris dans cette gamme de taille (tableau 6.4) sont similaires à ceux proposés par Le Guen et Sakagawa (1972).

Albacores de grande taille (plus de 130 cm; poids supérieur à 42 kg)

Pour ces individus Fonteneau souligne que "des modes sont parfois observés dans cette gamme de tailles; mais, quand ils existent l'analyse des filiations modales est le plus souvent impossible" (figure 6.18).

Diverses raisons peuvent être évoquées pour expliquer cette impossibilité :

- une forte variabilité inter-individuelle de la croissance
- l'existence d'une croissance différente chez les mâles et les femelles
- le mélange de plusieurs groupes d'albacores nés à des dates différentes
- le manque de précision dans les mesures de longueur à la fourche de ces individus, longueurs qui sont en fait calculées à partir de mesures de longueur prédorsale selon une relation mathématique (Caverivière, 1976).

A ce point de l'exposé nous retiendrons donc que pour les albacores de taille moyenne (70 cm à 140 cm de longueur) les analyses de filiations modales de Le Guen et Sakagawa (1972) et celles de Fonteneau (1980) donnent des résultats similaires qui concordent avec les conclusions de Yang et al., (1969) obtenues à partir de lecture d'écailles. En revanche les résultats de Fonteneau, qui indiquent une croissance lente des petits albacores (taille de 35 à 70 cm) divergent complètement de ceux obtenus dans l'Atlantique par d'autres auteurs qui, quelque soit leur méthode d'étude, semblent indiquer une croissance "rapide" de ces albacores. On

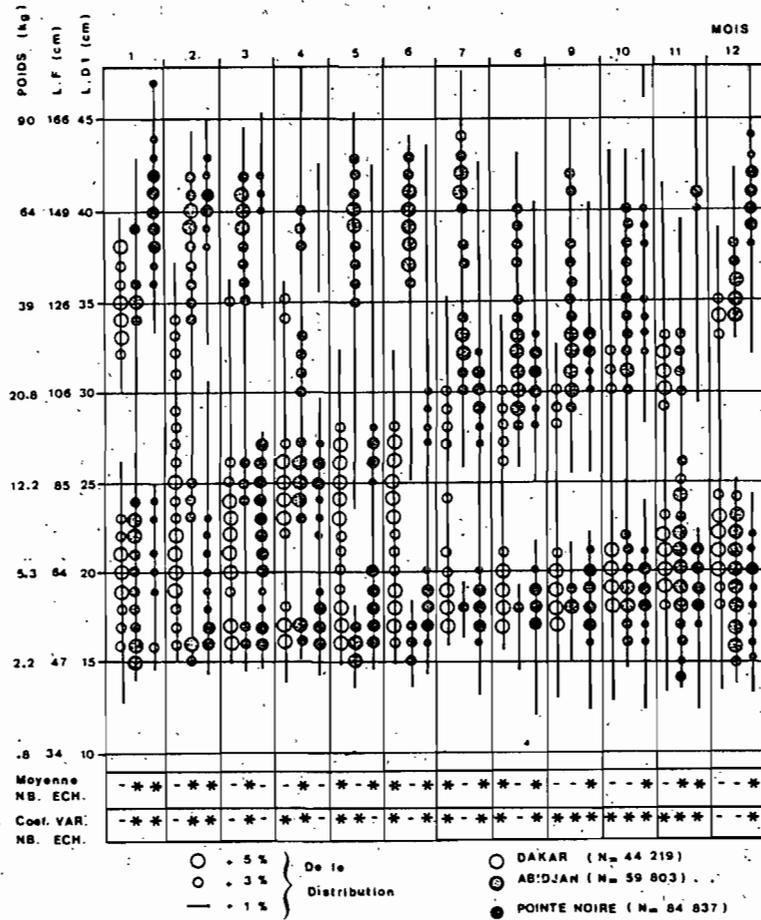


Figure 6.18 Schéma des distributions de fréquence de taille d'albacore cumulées (de 1969 à 1977), par secteur de pêche (Dakar, Abidjan, Pointe-Noire) et par mois, obtenues à partir des mensurations effectuées sur des albacores capturés à la senne et à la canne par la flottille thonière FIS (d'après Fonteneau, 1981). On remarquera la concordance des observations faites à Dakar, Abidjan et Pointe-Noire, la faible croissance apparente des poissons de taille inférieure à 70 cm et la dispersion des observations concernant les albacores de taille supérieure à 125 centimètres.

retiendra cependant que l'échantillon utilisé par Fonteneau est le seul qui contiennent réellement un nombre significatif de poissons de cette gamme de taille (35- 70cm).

Etant donnée les incertitudes qui peuvent exister dans les résultats obtenus par la méthode de Petersen appliquée aux petits albacores (sélectivité des engins de pêche, variabilité de la croissance liée aux zone et époques de capture, recrutement continu et non à date fixe, incorporation de jeunes patudos confondus avec des albacores...) nous attendrons d'examiner les résultats des expériences de marquage pour discuter plus précisément ces deux hypothèses divergentes de la croissance des jeunes albacores.

Marquage

Le premier calcul des taux de croissance observés sur des albacores marqués et recapturés a été fait par Fonteneau (1980) à partir de 82 individus pour lesquels le temps écoulé entre le marquage et la recapture est supérieur à 1 mois. Dans cette analyse les deux catégories de tailles (déjà évoquées dans l'analyse de la croissance selon la méthode de Petersen) sont considérées séparément. Les résultats (tableau ci-dessous), similaires à ceux obtenus par cet auteur par l'analyse des fréquences de taille (paragraphe 6.1.3.1), semblent confirmer l'hypothèse d'une croissance ralentie des individus de taille inférieure à 70 cm.

	CATEGORIE DE TAILLE	
	Petits albacores (de 40 à 70 cm ou 1,3 à 6,7 kg)	Albacores de taille moyenne (70 à 140 cm ou 6,7 à 52,5 kg)
Nombre d'observations	58	24
CROISSANCE (cm/mois)	1,40	3,11

Après 1975, les expériences de marquage ont été poursuivies et le nombre de données de recaptures utilisables pour une estimation de la croissance a augmenté. Bard (1984) après avoir rassemblé l'ensemble des données concernant les recaptures d'albacores marqués dans l'Atlantique Est par différents pays (Corée, Côte-d'Ivoire, France, Japon, Sénégal) a pu retenir 243 individus pour une analyse de la croissance. Après avoir constaté que le taux de croissance des individus d'une taille inférieure à 70 cm était très sensiblement plus lent que celui des albacores plus grands, cet auteur, par différents ajustements successifs, détermine que c'est à partir de 65 cm que le taux de croissance se modifierait. Il décrit donc la croissance de l'albacore en considérant séparément, comme Fonteneau, deux gammes de tailles d'albacores, les petits albacores (de taille inférieure ou égale à 65 cm) et les gros :

Petits albacores (35 à 65 cm ou de 0,8 à 5,4 kg)

Taux de croissance : 17,7 cm/an (soit 1,47 cm/mois)
Equation de croissance linéaire :

$L = 17,71 t - 35,0$
avec L = longueur à la fourche en centimètres

t = âge relatif en années, 35 cm étant considéré comme la taille correspondant à l'âge 0 du recrutement.

Gros albacores (de 65 à 180 cm, ou de 5,4 à 110,8 kg

Equation de croissance de Von Bertalanffy avec
 $L_{\infty} = 196,55$ cm ; $k(\text{annuel}) = 0,474$; $t_0 = 0,847$ années

Les résultats de Bard concernant les albacores de moins de 65 cm confirment le taux de croissance lent de ces individus mis en évidence par Fonteneau.

Un travail similaire, conduit lui aussi sur des données de marquages-recaptures d'albacores, a permis à Miyabe (1984) de confirmer également l'hypothèse de Fonteneau (1980) d'une croissance ralentie des albacores de moins de 60 centimètres.

D'une manière générale la clé âge-taille (tableau 6.4) résultant de l'analyse de Bard s'accorde assez bien avec celle établie en 1980 par Fonteneau, mais seulement jusqu'à une taille d'environ 150 cm (soit un âge d'environ 4 ans).

Comme ceux de Fonteneau, les résultats de Bard divergent fortement de ceux de Le Guen et Sakagawa pour les albacores de moins de 1 mètre, s'accordent ensuite assez bien pour ceux compris entre 100 et 165 centimètres, et divergent ensuite à nouveau. Il faut souligner que l'intervalle de stricte application des résultats de Bard, se limite aux tailles des albacores réellement pris en compte dans son analyse; en conséquence la loi de croissance et la clé âge-taille des albacores de plus de 150 cm reste très hypothétique, au même titre que celles des autres auteurs.

Longévité et taille maximale

Le plus gros albacore pêché dans l'Atlantique recensé a été capturé par un pêcheur sportif et pesait 176 kilos pour une longueur d'environ 2,10 mètres (IGFA, 1985). On peut estimer très grossièrement à l'heure actuelle que la durée de vie maximale de l'albacore serait de l'ordre de 10 à 15 ans (tableau 6.5).

Discussion

Etant donné que les résultats de croissance obtenus par lecture directe de l'âge sur les écailles (Yang et al., 1969) ou sur les coupes du premier rayon de la nageoire dorsale (Draganick et Pelczarski, 1984) demeurent très hypothétiques puisque non validés (paragraphe 6.1.3.3.1) nous nous limiterons à ne considérer à l'heure actuelle que les taux ou lois de croissance déduits de l'analyse des progressions modales ou des recaptures de poissons marqués. Considérant que les calculs effectués par Le Guen et Sakagawa (1973) ne prennent pas en compte les individus de moins de 60 centimètres, il est à priori peu rigoureux de vouloir extrapoler la loi de croissance proposée par ces auteurs à des albacores de cette catégorie de taille.

Le faible taux de croissance (1,4 cm/mois) des jeunes albacores (40 à 70 cm) que Fonteneau (1980) a calculé à partir de l'observation des fréquences de taille pourrait en fait être dû à un biais lié à l'échantillonnage lui-même : sélectivité liée aux engins de pêche, nombre d'individus insuffisant, échantillonnage saisonnier, mélange de jeunes patudos.

Cette interprétation semble peu vraisemblable vu l'importance de l'échantillon, sa bonne répartition spatio-temporelle et la bonne concordance des résultats lorsque l'on considère séparément les

échantillons provenant des différents engins de pêche (figure 6.18), canne ou senne (Fonteneau, 1980). D'autre part la confusion de jeunes patudos avec des albacores de même taille dans les échantillons, si elle est possible vue la grande ressemblance de ces deux espèces à ces tailles, ne peut introduire qu'un biais mineur dans la variabilité des observations en raison de la forte dominance numérique des albacores dans les captures thonières de l'Atlantique Est.

Le faible déplacement des modes pourrait également s'expliquer par un recrutement plus ou moins permanent de jeunes albacores dans la pêcherie. Il semble en effet que l'albacore se reproduise plus ou moins toute l'année (chapitre 6) ; cependant dans le golfe de Guinée cette reproduction semble passer par un maximum en début d'année, ce qui paraît confirmer l'existence de modes bien individualisés que l'on observe dans les mensurations d'albacores de plus grande taille (70-130 cm). On comprend cependant encore mal le devenir (recrutement) des albacores qui naissent à d'autres moments de l'année et notamment au troisième trimestre (paragraphe 6.1.1.) et n'apparaissent dans les échantillons de fréquence de taille qu'à des longueurs supérieures à 1 mètre ce qui cause progressivement un chevauchement des différents modes et en interdit la séparation.

Par ailleurs les analyses des résultats de marquage (Fonteneau, 1980 ; Bard, 1984 ; Miyabe, 1984) confirment le faible taux de croissance des jeunes albacores.

Le marquage apparaît à l'heure actuelle comme la méthode la plus directe et la plus fiable pour déterminer la croissance. En effet des biais liés à des erreurs de mesures de la longueur des poissons au marquage ou à la recapture, ou encore des variations de longueur causées par le mode de conservation des poissons recapturés (congélation) semblent négligeables. Un ralentissement de croissance induit par le stress occasionné par l'opération de marquage ne peut guère être invoqué quand on sait que seuls les individus restés plus d'un mois en liberté ont été pris en compte (Bard, 1984), que ce stress n'apparaît pas chez les individus un peu plus grands (Fonteneau, 1980) et que des poissons très récemment marqués ont un comportement alimentaire qui semble normal (Cayré, 1982).

Si l'on observe une assez bonne concordance dans la courbe de croissance des albacores de taille moyenne (65-140 cm) proposée par différents auteurs (figure 6.17), les divergences qui apparaissent pour les tailles supérieures à 140 cm proviennent de la mauvaise représentation de ces individus aussi bien dans les échantillons de fréquence de tailles que dans les données de marquage. L'hypothèse selon laquelle les mâles et les femelles d'albacore suivraient des lois de croissance différentes si elle n'a jamais été directement confirmée semble très vraisemblable (paragraphe 6.1.2.) et pourrait expliquer l'impossibilité de suivre des filiations modales chez les grands individus. Enfin la forte variabilité individuelle probable de la croissance de ces individus et le mélange progressif de poissons d'origines différentes (cohortes, lieux de ponte...) rend impossible la décomposition modale des fréquences de taille et complique énormément l'analyse de leur croissance. L'extrapolation des diverses courbes de croissance (figure 6.17) aux albacores de grande taille est donc extrêmement hasardeuse, mais demeure actuellement le seul moyen disponible pour estimer la croissance moyenne de ces individus.

Conclusion et table de correspondance âge-taille-poids de l'albacore

Les analyses les plus récentes de la croissance de l'albacore, quel qu'en soient les méthodes, semblent indiquer que la croissance des jeunes individus (moins de 65 à 70 cm) se fait à un taux relativement lent de l'ordre de 1,4 à 1,6 centimètres par mois. Les raisons de cette croissance ralentie ne sont pas encore connues, même si des explications liées à la pauvreté relative des eaux du golfe de Guinée où l'on trouve ces jeunes albacores ont été avancées à titre d'hypothèse (Fonteneau, 1980). On

peut cependant s'interroger sur l'importance réelle de la fraction des individus qui passeraient par cette phase de croissance ralentie : tous les albacores de l'Atlantique tropical oriental suivent-ils cette loi de croissance ou bien seulement ceux nés en début d'année dans le golfe de Guinée ? Quelle est l'importance jouée par les albacores nés en dehors du golfe de Guinée dans l'exploitation de cette espèce dans l'Atlantique oriental et quelle loi de croissance suivent-ils ?

Le taux de croissance (de 2,8 à 3,3 cm/mois) et la loi de croissance des albacores de taille moyenne (70 à 140 cm) semblent assez bien définis si l'on en croit la convergence des résultats calculés par divers auteurs selon différentes méthodes ; les différences qui peuvent apparaître seraient essentiellement dues aux méthodes (échantillonnage, calcul, expression...) utilisées pour déterminer la croissance. Cependant l'accélération relative de la croissance de ces individus, qui intervient donc à une taille d'environ 65 centimètres, n'est pas expliquée, même si l'on peut souligner que cette taille de 65 cm correspond en gros à celle de la puberté.

La croissance des grands albacores d'une taille supérieure à 150 centimètres et celle des juvéniles depuis le stade larvaire jusqu'à une taille de 35 centimètre, ainsi que les variabilités spatio-temporelles ou sexuelles probables de la croissance de l'ensemble de l'espèce sont autant de sujets qui restent à étudier, et pourraient avoir d'importantes conséquences en matière d'aménagement des pêches.

Nonobstant ces incertitudes, la description de la croissance de l'albacore récemment adoptée par l'ICCAT dans ses travaux (ICCAT, 1984) se décompose en deux parties :

- Pour les albacores de moins de 65 cm (âge inférieur à 1,7 an) l'équation de croissance est celle décrite par Bard (1984) ; à savoir une croissance linéaire avec un taux de 177 mm/an.

- Pour les albacores de plus de 65 cm (âge correspondant supérieur à 1,7 ans), l'équation de croissance adoptée est celle proposée par Le Guen et Sakagawa (1973) avec les paramètres : $L_{\infty} = 194,8$ mm et K (annuel) = 0,42; moyennant toutefois l'adjonction du paramètre $t_0 = 0,967$ années pour raccorder cette croissance avec celle des albacores de moins de 65 cm.

La clé âge-taille résultante (tableau 6.6) est comptée en âge relatif à partir d'un âge 0 correspondant à celui des albacores qui entrent dans la pêcherie à une taille de 35 centimètres. Cette table de correspondance (tableau 6.6) peut à l'heure actuelle être considérée comme la meilleure pour l'albacore de l'Atlantique tropical oriental.

6.1.3.3.2. Listao

Lecture directe de l'âge

Les écailles de listaos apparaissant impropres à la détermination de l'âge (Shabotiniets, 1968), ce sont essentiellement les vertèbres, le premier rayon de la nageoire dorsale et la sagitta des otolithes qui sont utilisés pour les lectures d'âge.

Etant données les dimensions réduites des otolithes de listao et la complexité de leur préparation pour une lecture d'âge (Wild et Foreman, 1980), il n'y a pas eu d'observations d'otolithes faites sur le listao de l'Atlantique. En revanche il existe plusieurs travaux de détermination de l'âge et de la croissance à partir de lectures de coupes minces (400 microns) du premier rayon de la nageoire dorsale de listaos de l'Atlantique Ouest (Batts, 1972; Carles-Martin, 1975) et de l'Atlantique Est (Cayré, 1979; Antoine et al., 1982, 1983; Antoine et Mendoza, 1986). En ce qui concerne l'Atlantique Est, les résultats préliminaires de Cayré (1979)

obtenus pour des listaos de 40 à 60 centimètres indiquent un taux de croissance de 8,1 cm/an, et la clé âge-taille suivante :

AGE (ANNEES)	1	2	3
Taille (cm)	40,7	48,8	57,0
Poids (kg)	1,2	2,4	3,8

Ces lectures d'âge, effectuées en faisant l'hypothèse non validée de l'apparition d'une marque d'arrêt de croissance par an, ont été reprises à grande échelle au cours du Programme International de Recherches sur le Listao (Antoine et al., 1982 et 1983; Antoine et Mendoza, 1986). Les résultats de ce travail, qui impliquait plusieurs lecteurs et observations par coupe, sont très différents de ceux obtenus auparavant dans l'Atlantique (Batts, 1972; Carles Martin, 1975; Cayré, 1979) et indiquent un taux de croissance faible de l'ordre de 5 cm/an. Les clés âge-taille résultant de ces observations et de l'utilisation de la méthode du rétrocalcul (tableau 6.7), suggèrent l'existence de lois de croissance différentes d'une zone à l'autre et notamment que la croissance serait plus rapide dans la région tropicale nord est (Sénégal) que dans le golfe de Guinée.

Pendant les auteurs, bien que leur travail ait été conduit à une échelle et avec un rigueur sans précédent, soulignent la difficulté des lectures d'âge et la subjectivité de leur interprétation. Par ailleurs aucune périodicité de formation des marques d'arrêt de croissance, commune à l'ensemble des échantillons ou des individus, n'a pu être mise en évidence malgré l'utilisation de marquages à la tétracycline (paragraphe 6.1.3.2.2.). Les causes et la périodicité d'apparition des marques d'arrêt de croissance sont donc très probablement multiples et hétérogènes (Antoine et al., 1982), ce qui rend arbitraire et peu fiable la détermination de l'âge du listao à partir des coupes du premier rayon de la nageoire dorsale.

Méthode de Petersen

L'application de cette méthode pour déterminer la croissance du listao a été tentée à deux reprises sur les échantillons très importants provenant de l'Atlantique Est (Bour, 1976; Cayré et al., 1986). Outre les divers biais ou erreurs potentielles liés à la méthode elle-même (absence de certaines classes d'âge dans les échantillons, subjectivité du choix des filiations modales) Cayré, Diouf et Fonteneau (1986) précisent qu'ils n'ont pu déterminer la croissance du listao par cette méthode en raison de la stabilité observée dans les modes (parfois réduits à un seul). Cette stabilité peut s'expliquer dans ce cas par la conjonction de différents phénomènes :

- variabilité saisonnière et géographique de la croissance (Bard et Antoine, 1986; Cayré et al., 1986).
- mode de reproduction opportuniste de l'espèce, d'où pontes permanentes sans périodes ni zones bien définies (Cayré et Farrugio, 1986).
- recrutement plus ou moins permanent de listaos dans les pêcheries.
- migrations (immigrations et émigrations) brutales et fréquentes dans les zones de pêche.

Des conclusions analogues ont été avancées (Josse et al., 1979) dans le Pacifique après une analyse portant sur une importante quantité de données recueillies pendant plus de 20 ans ; ces auteurs soulignent de plus que l'apparente progression des tailles modales peut conduire selon les

Tableau 6.5 Longévité maximale des trois espèces de thonidés tropicaux majeurs (albacore, listao, patudo) avec les tailles et les poids maximums observés.

ESPECE	DUREE DE VIE MAXIMALE ESTIMEE	TAILLE MAXIMALE (cm)	POIDS MAXIMUM (kg)
ALBACORE	10 - 15 ans	210	176
LISTAO	10 ans	90	23
PATUDO	15 ans	220*	225*

*: estimation

Tableau 6.6 Table de correspondance entre l'âge, la taille (longueur à la fourche, LF) et le poids de l'albacore de l'Atlantique tropical oriental. Cette table a été calculée d'après une courbe de croissance composite:

1ère partie - pour LF 65 cm (âge 1,7 an), croissance linéaire de 17,7 cm/an (Bard, 1983)
 2ème partie - pour LF 65 cm, équation de croissance de Von Bertalanffy avec k (annuel) = 0,42, L_{∞} = 194,8 mm. (d'après le Guen et Sakagawa, 1973) avec adjonction de t_0 = 0,967 an.
 La relation taille-poids utilisée est celle de Caverivière (1976), cf § 6.3.

AGE (années)	L.F (cm)	POIDS (kg)
0.5	43.9	1.7
1.0	52.7	2.9
1.5	61.6	4.6
2.0	68.6	6.3
2.5	92.5	15.3
3.0	111.9	26.9
4.0	140.3	52.8
5.0	159.0	76.6
6.0	171.3	95.6
7.0	179.3	109.6

Tableau 6.7 Relations âge-taille (longueur à la fourche, LF) du listao obtenues par lecture de coupes transversales du premier rayon de la nageoire dorsale pour deux régions de l'Atlantique est et selon deux méthodes (d'après Antoine, Cayré et Mendoza, 1982).

AGE (années)	GOLFE DE GUINEE		ZONE TROPICALE NORD-EST	
	RETRO-CALCUL (LF en cm)	LECTURE DIRECTE (LF en cm)	RETRO-CALCUL (LF en cm)	LECTURE DIRECTE (LF en cm)
1	34.5	35.75	34.2	35.24
2	38.8	39.92	39.5	40.27
3	43.2	44.09	45.1	45.30
4	47.5	48.26	49.8	50.33
5	52.4	52.43	54.0	55.36
6	55.6	56.60	57.7	60.39
7	58.7	60.77		

régions et les années considérées à des croissances rapides, lentes ou nulles, et que l'aspect très subjectif de la méthode dans son application au listao, en rend les résultats extrêmement douteux, quand ils existent.

Marquage

Jusqu'à une période très récente (1983) les marquages et donc les recaptures de listao marqués dans l'Océan Atlantique étaient numériquement très insuffisants pour permettre une analyse sérieuse de la croissance de l'espèce. Ainsi en 1976 l'estimation de la croissance du listao de l'Atlantique ne se basait que sur 12 recaptures (ISRA-ORSTOM, 1976); les résultats se réduisaient alors à une simple estimation d'un taux de croissance moyen de 11,5 cm/an.

Depuis cette date de nombreux marquages de listaos (près de 30000) ont été effectués dans l'atlantique Est à l'occasion du "Programme International de Recherches sur le listao de l'Atlantique" coordonné par l'ICCAT. Plusieurs analyses de croissance à partir des données concernant les poissons marqués et recapturés ont été faites (Bard et al., 1983; Bard et Antoine, 1986; Cayré et al., 1986).

Taux de croissance

Un des premiers résultats de ces différentes analyses a été de mettre clairement en évidence qu'il existait chez le listao une variabilité du taux de croissance liée à la zone de marquage et de recapture des individus:

- Le taux de croissance observé par Cayré et al., (1986) sur des listaos de 40 à 55 cm de long, marqués dans la zone tropicale nord (Sénégal - Cap Vert) varie de 13 à 20 cm/an selon les périodes de marquage et les temps de liberté; globalement le taux de croissance observé sur les 177 listaos marqués et recapturés plus d'un mois après leur marquage est de 18,9 cm/an dans cette zone tropicale nord.

- Le taux de croissance des listaos du golfe de Guinée, calculé d'après les différentes lois de croissance proposées par Bard et Antoine (1986) varie selon les paramètres et les temps de liberté retenus de 7,1 à 9,8 cm/an.

En comparant les taux de croissance observés sur les listaos marqués dans la zone tropicale nord à différentes époques, Cayré et al., 1986 ont pu montrer que le fort taux de croissance moyen observé pour cette zone (18,9 cm/an) était lié à une composante saisonnière de l'environnement. En effet les taux de croissance observés sur des listaos marqués dans cette zone en début de saison de pêche (juin) et en fin de saison de pêche (octobre) sont respectivement de 20 cm/an et de 15 cm/an. La différence entre ces deux valeurs indique une forte variabilité saisonnière de la croissance; celle-ci serait maximale pendant l'été, au moment où les conditions écologiques sont les plus favorables et alors que les individus semblent demeurer dans la région.

En conclusion le taux de croissance des listaos pendant leur période de présence très saisonnière (3ème et 4ème trimestre) en zone tropicale nord-est (18,1 cm/an) apparaît d'une manière générale beaucoup plus rapide que celui observé en zone équatoriale (8,3 cm/an).

Afin de tenir compte de cette accélération saisonnière de croissance, et bien qu'aucune donnée ne soit disponible ni pour la zone tropicale sud-est, ni pour l'Atlantique occidental, un taux moyen de croissance de 12 cm/an est actuellement adopté empiriquement pour le listao de l'Atlantique.

Une très forte variabilité des taux de croissance annuels moyens (9 à 32 cm/an) apparaît également d'après les travaux effectués sur les listaos

du Pacifique. Comme dans l'Atlantique, ces taux de croissance semblent fonction des zones d'étude et reflètent très probablement aussi la forte variabilité spatio-temporelle de la croissance de l'espèce.

Paramètres et courbe de croissance

Etant donné l'existence d'une variabilité géographique et saisonnière de la croissance, les paramètres k et L_{∞} de la loi de croissance de Von Bertalanffy, ont été estimés séparément pour la zone équatoriale, comprise entre 5° nord et 5° sud (Bard et Antoine, 1986) et pour la zone tropicale nord-est 10° à 20° nord, depuis la côte jusqu'à 20° ouest (Cayré et al., 1986b). Pour chacune de ces zones, les listaos recapturés après moins d'un mois de liberté, ont été éliminés des calculs afin d'éviter un biais éventuel lié au traumatisme qui pourrait être causé par l'opération de marquage.

- Zone équatoriale (Bard et Antoine, 1986)

Les individus peu nombreux ($n = 28$) restés plus d'un an en liberté, et donc de grande taille, ont été délibérément exclus des calculs par les auteurs en raison de modifications, supposées par eux, qui interviendraient dans le comportement (émigration) et la physiologie de ces grands listaos. L'estimation des paramètres k et L_{∞} a donc été faite à partir de 369 recaptures correspondant à des temps de liberté compris entre 30 et 365 jours: $L_{\infty} = 741,5$ mm; k (annuel) = 0.3758; $t_0 = 0$

Les auteurs, jugeant ensuite qu'une valeur de L_{∞} égale à 80 cm permettrait de mieux schématiser la croissance (cette valeur correspond aux plus grands listaos capturés), ont alors calculé la valeur de K correspondante: $L_{\infty} = 80.0$ cm; k (annuel) = 0.32; $t_0 = 0$

Le tracé de la courbe de croissance correspondant à ces paramètres, (figure 6.19) est celui actuellement utilisé dans les différents modèles de dynamique des populations concernant le listao, après toutefois que la taille à l'âge 1 ait été arbitrairement fixée, soit à la plus petite taille des listaos entrant dans la pêcherie (environ 35 cm, Bard et Antoine, 1986), soit à la taille probable de l'espèce à l'âge de 1 an (38 cm; Cayré, 1985).

- Zone tropicale nord-est (Cayré et al., 1986 b)

Les paramètres de l'équation de Von Bertalanffy ont été calculés (selon la même méthode que celle utilisée en zone équatoriale est) d'après les données de recaptures de 170 listaos ayant des temps de liberté compris entre 30 et 200 jours: $L_{\infty} = 620,2$ mm; k (annuel) = 2.0805; $t_0 = 0$

La courbe de croissance correspondant à ces paramètres (figure 6.19) laisse apparaître, comme nous l'avons vu précédemment, une forte variabilité régionale et saisonnière de la croissance du listao.

Clé âge-taille-poids du listao

Compte tenu du fait que le marquage est à l'heure actuelle la technique la plus fiable pour déterminer la loi de croissance du listao, que d'après les lectures directes de l'âge un listao de 1 an mesure probablement moins de 40 centimètres, et enfin que les listaos ne fréquentent que saisonnièrement la région tropicale, une clé âge-taille (tableau 6.8) basée sur les paramètres de croissance de Bard et Antoine (1986) pour la région équatoriale, et en adoptant une taille de 38 centimètres à l'âge de 1 an, a été établie (Cayré, 1985).

Longévité et taille maximale

Les plus gros listaos pêchés parfois dans l'Atlantique atteignent des tailles comprises entre 90 centimètres et un mètre de long; cependant de tels individus ne sont pratiquement jamais pêchés dans la zone de l'étude; le poids qui correspond à ces tailles est alors compris entre 17 et 25 kg.

Malgré toutes les incertitudes qui demeurent sur la détermination de l'âge de l'espèce, on peut estimer que sa longévité maximale est d'environ 10 ans (tableau 6.5).

Conclusion

Des différentes techniques utilisées pour déterminer la croissance, le marquage demeure actuellement la plus fiable. Ce que l'on sait maintenant de la croissance du listao de l'Atlantique reste malgré tout assez fragmentaire; la généralisation de la croissance observée sur une partie seulement de l'aire de répartition spatio-temporelle de l'espèce (zone équatoriale est) et essentiellement sur la gamme de taille des individus les plus fréquents dans les captures (35-60 cm), est une source de biais potentiels sérieux, si des fractions importantes de la population considérée suivent des lois de croissance très différentes pendant une période significative de leur exploitation (Cayré, 1985). La mise en évidence d'une variabilité saisonnière de la croissance devrait conduire à un effort supplémentaire d'analyse portant sur les différents endroits et périodes d'abondance de l'espèce.

6.1.3.3.3. Patudo

Lecture directe de l'âge

La détermination de l'âge du patudo de l'Atlantique à partir de lectures d'écaillés s'étant avérée impossible (Gaikov et al., 1980), seul le premier rayon de la nageoire dorsale a été utilisé (Gaikov et al., 1980; Draganick et Pelczarski, 1984).

La lecture de coupes transversales du premier rayon de la nageoire dorsale de patudos capturés à la palangre a permis à Gaikov et al., (1980) d'établir une clé de correspondance âge-taille (tableau 6.9) calculée à partir des paramètres de croissance de Von Bertalanffy suivants :

$$L_{\infty} = 253,75 \text{ cm}; k(\text{annuel}) = 0,173; t_0 = -0,15 \text{ années}$$

La gamme de taille des individus échantillonnés par Gaikov et al., s'étendait de 30 à 200 centimètres, mais ni le nombre ni la distribution de fréquence de taille des individus dont l'âge a été estimé ne sont communiqués. Par ailleurs, l'hypothèse utilisée par ces auteurs pour déterminer l'âge et selon laquelle il y aurait deux marques d'arrêt de croissance par an, n'est ni vérifiée ni validée. Cette hypothèse est d'autant moins vérifiable que, comme le soulignent les auteurs, leur échantillon n'a été récolté qu'à une période bien précise de l'année.

Une étude plus récente (Draganick et Pelczarski, 1984) conduite selon la même hypothèse et à partir d'un échantillon de patudos dont les tailles sont essentiellement comprises entre 110 et 165 centimètres de long, aboutit aux paramètres de croissance suivants en taille et en poids :

$$L_{\infty} = 218,8 \text{ cm}; k(\text{annuel}) = 0,23; t_0 = -0,02 \text{ année}$$

$$W_{\infty} = 206,4 \text{ kg}; k(\text{annuel}) = 0,24; t_0 = -0,03 \text{ année}$$

La clé âge-taille calculée à partir de ces paramètres (tableau 6.9) est similaire à celle proposée par Gaikov et al., (1980), mais ici encore la périodicité d'apparition des marques d'arrêt de croissance dans les rayons de la nageoire dorsale n'est pas validée.

Il faut, en plus de l'obstacle majeur que représente l'absence de validation de la périodicité d'apparition des marques de croissance, garder à l'esprit le caractère souvent subjectif des lectures d'âge, phénomène bien mis en évidence pour le listao. De plus l'expérience a montré que plus les individus sont grands plus les coupes du premier rayon deviennent difficiles voire impossibles à lire en raison du remaniement osseux qui intervient au centre de ce rayon et rend illisible cette partie centrale très importante.

Filiations modales (méthode de Petersen)

La première estimation de la croissance du patudo par la méthode de Petersen (Champagnat et Pianet, 1974), se basait sur les échantillons de fréquence de taille des individus capturés par les pêcheries de surface (canneurs et senneurs) de l'Atlantique Est depuis le Congo jusqu'au Sénégal. Les paramètres de la loi de croissance de Von Bertalanffy ainsi déterminés sont :

$L_{\infty} = 338,53 \text{ cm}$; $k(\text{annuel}) = 0,104 \text{ 097}$; $t_0 = -0,5425 \text{ années}$

Cette loi de croissance et la clé âge-taille qui en découle (tableau 6.9), s'appliquent théoriquement à une gamme de tailles de patudo allant de 60 à 140 centimètres de longueur à la fourche.

Par la suite Marcille et al., (1978), ont repris cette analyse à partir des mensurations de longueur prédorsale (de l'extrémité de la tête à la base de la première nageoire dorsale) de patudos capturés par la flottille thonière de surface FIS (France, Côte d'Ivoire, Sénégal) de 1969 à 1977. Cet échantillon plus important que celui utilisé par Champagnat et Pianet (1974) leur permet d'étendre le domaine de stricte application de l'équation de croissance qu'ils proposent à une gamme de taille de patudos comprise entre 45 et 150 cm de longueur à la fourche. Après que les mesures de longueur prédorsale aient été converties en longueur à la fourche selon la relation établie par Champagnat et Pianet (1974), la clé âge-longueur (tableau 6.9) peut être calculée d'après les paramètres de la loi de croissance :

$L_{\infty} = 259,6 \text{ cm}$; $k(\text{annuel}) = 0,1488$; $t_0 = -0,3983 \text{ années}$

Cette clé est très similaire à celle proposée par Pianet et Champagnat (1974).

La même méthode appliquée plus tard à des échantillons plus importants incluant des mensurations de patudos capturés à la palangre (Weber, 1980; Pereira, 1984) a permis de calculer des relations âge-taille (tableau 6.9) assez voisines de celles précédemment établies. Les paramètres calculés par Weber (1980) sur un échantillon incluant des individus de 40 à 190 centimètres de long sont :

$L_{\infty} = 491,6 \text{ cm}$; $k(\text{annuel}) = 0,054$; $t_0 = -0,952 \text{ années}$

La très forte valeur de L_{∞} , provient du fait que les poissons de grande taille (>150 cm) sont assez mal représentés dans l'échantillon utilisé ainsi que de la subjectivité des filiations modales établies pour ces grands patudos. Pereira (1984) qui reprend ces mensurations réactualisées jusqu'en 1982, souligne la représentation irrégulière des grands individus dans les échantillons et la difficulté de localiser les modes dans les fréquences de taille qui concernent les individus d'une taille supérieure à 150 centimètres. La clé âge-taille déduite des paramètres de croissance de Pereira ($L_{\infty} = 381,47 \text{ cm}$; $k(\text{annuel}) = 0,08508503$) et moyennant l'adjonction à ces paramètres d'une valeur de t_0 égale à -0,4 années, est donc logiquement très similaire aux précédentes (tableau 6.9) pour les patudos de 40 à 150 centimètres de longueur à la fourche.

Marquage

A partir des marquages de patudos réalisés dans l'Atlantique Est par la Côte d'Ivoire, la France, le Japon et le Sénégal une analyse de la croissance de l'espèce a été réalisée (Cayré et Diouf, 1984). Les 130 données de recaptures retenues par ces auteurs ont permis de montrer que contrairement à l'albacore, il ne semblait pas y avoir de croissance lente des jeunes patudos (longueur inférieure à 60 centimètres). La clé âge-longueur (tableau 6.9) calculée à partir des paramètres de croissance déterminés par Cayré et Diouf : $L_{\infty} = 285,37 \text{ cm}$; $k(\text{annuel}) = 0,1127$, moyennant l'adjonction d'un paramètre $t_0 = -0,5 \text{ ans}$, ne s'applique théoriquement qu'aux individus dont la taille est comprise entre 38 et 110 centimètres. Ces résultats sont similaires à ceux obtenus par les autres méthodes dans une gamme de taille comprise entre 40 et 150 centimètres. De

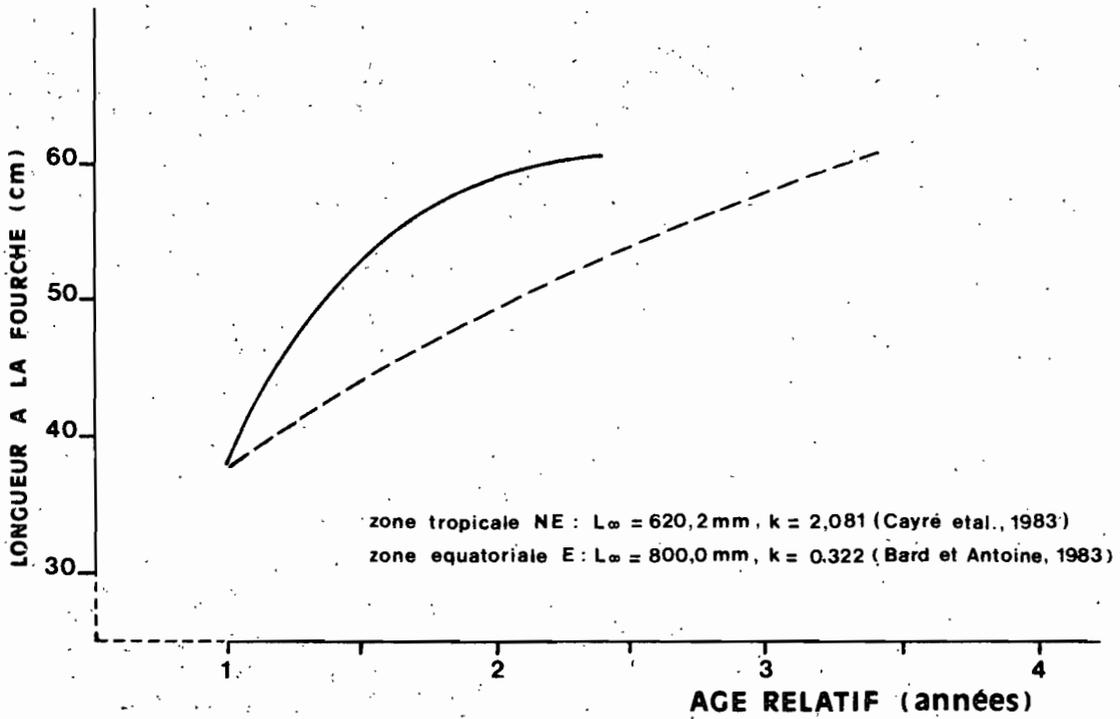


Figure 6.19 Courbes et paramètres de croissance du listao calculés d'après les données de marquage et correspondant aux zones tropicales nord-est et équatoriales-est de l'Atlantique (d'après Cayré, 1985).

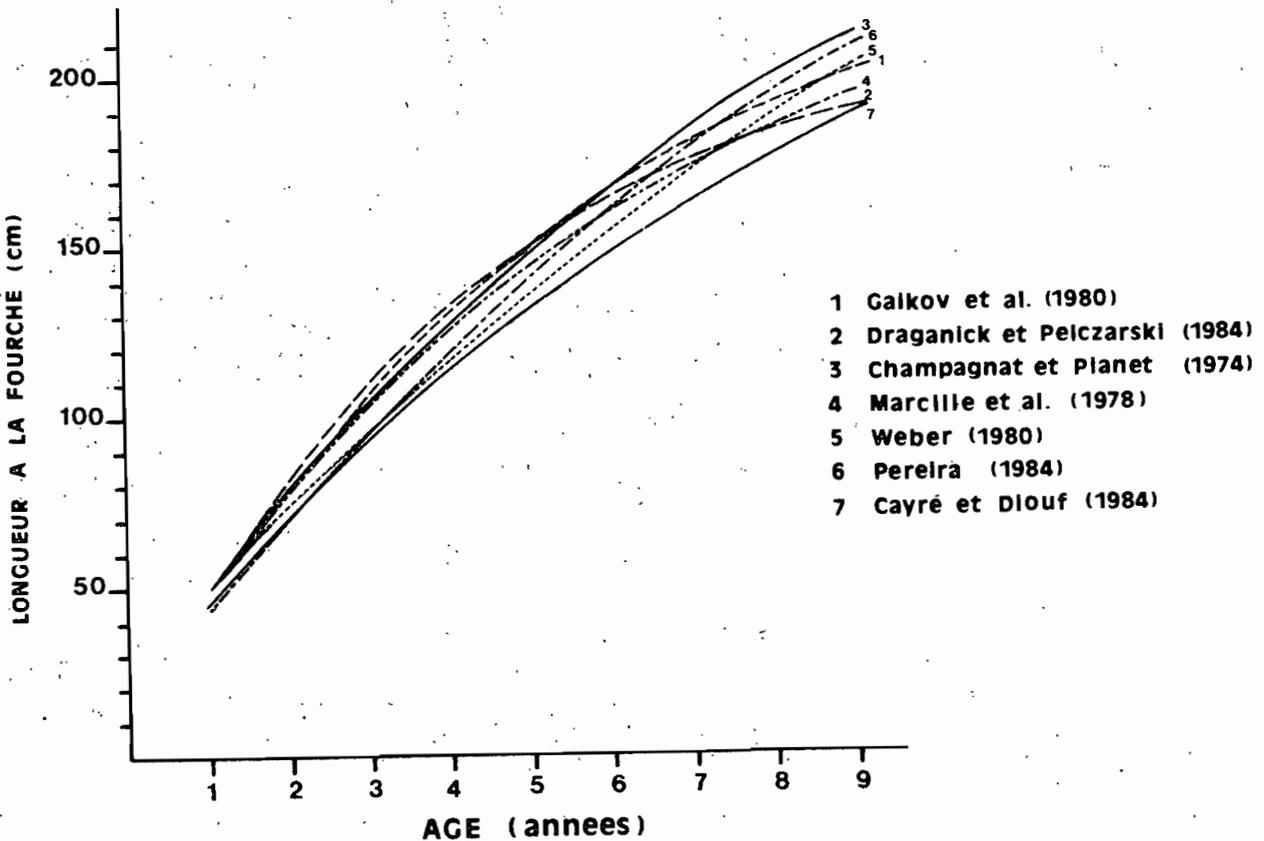


Figure 6.20 Courbes de croissance du patudo de l'Atlantique tropical oriental déterminées par différents auteurs et selon diverses méthodes (voir texte).

plus malgré le nombre relativement restreint de recaptures de poissons marqués, l'analyse de Cayré et Diouf (1984) montre qu'il ne semble pas exister de différence de croissance entre les patudos des régions tropicales nord et sud de l'Atlantique Est.

Longévité et taille maximale

La taille maximale que peut atteindre le patudo se situe entre 2 mètres et 2,5 mètres mais les individus d'une taille supérieure à 180 cm sont très rarement capturés dans les pêcheries ; la longévité maximale de l'espèce, malgré les incertitudes sur la croissance des grands individus, serait de l'ordre d'une quinzaine d'années (tableau 6.5).

Conclusion et table de correspondance âge-taille-poids

Si l'ensemble des méthodes d'étude de la croissance quelqu'en soit à priori la fiabilité, aboutissent à des courbes de croissance voisines (figure 6.20) toutes achoppent sur le problème de la croissance des individus de plus de 150 centimètres de longueur à la fourche. Les raisons de cette limitation de l'efficacité des méthodes d'étude sont liées conjointement ou non, à la méthode elle-même (lecture directe), à la mauvaise représentation dans les échantillons des individus de grande taille (méthode de Petersen, marquage), et enfin à la biologie même de l'espèce qui peut introduire une variabilité importante dans la croissance individuelle (variabilité spatiotemporelle de la croissance, migration...) et rendre inopérantes des méthodes par ailleurs éprouvées (filiations modales) ; comme chez l'albacore l'hypothèse d'une croissance différente des mâles et des femelles à partir d'une taille d'environ 140 centimètre semble probable et pourrait également expliquer la difficulté de suivre des filiations modales chez les patudos ayant atteint cette taille.

L'extrapolation des courbes de croissance en dehors de leurs strictes limites d'application, et l'imprécision des diverses méthodes qui ont été utilisées (à l'exclusion du marquage) font qu'aussi bien la croissance des jeunes individus (moins de 40 centimètres) que celle des grands patudos (plus de 150 centimètres) demeurent hypothétiques. La meilleure clé de correspondance entre l'âge, la taille et le poids (tableau 6.10) reste pour l'instant celle dérivée de l'équation de croissance établie à partir des données de marquage (Cayré et Diouf, 1984). Cependant le marquage de gros patudos (LF > 100 cm) par une méthode qui reste à trouver et l'utilisation de marqueurs vitaux (tétracycline), préalablement à toute nouvelle tentative de lecture directe de l'âge, semblent à l'heure actuelle les moyens à mettre en oeuvre pour lever les incertitudes qui demeurent dans la connaissance de la croissance du patudo.

6.1.4 Régime et comportement alimentaires de l'albacore, du listao et du patudo

6.1.4.1 Introduction

Si pour les pêcheries de surface, la température de surface de la mer a une influence sur le comportement des thons, la nourriture elle, induit la distribution des thons à l'intérieur d'un intervalle thermique (Blackburn 1965, 1969b; Stretta et al., 1975; Sund et al., 1981; Bard et Stretta, 1981; Stretta et Slepoukha, 1986).

Tableau 6.8 Table de correspondance entre l'âge, la taille (longueur à la fourche) et le poids du listao de l'Atlantique (d'après Cayré, 1985).
- croissance calculée par l'équation de Von Bertalanffy (Bard et Antoine, 1986) avec: k (annuel) = 0,322 L_{∞} = 80,0cm
- poids calculé par la relation taille-poids de Cayré et Laloë (1986).

AGE (en mois)	LONGUEUR FOURCHE (en cm)	POIDS (en kg)
12	38.0	1.029
18	44.2	1.682
24	49.5	2.431
30	54.0	3.226
36	57.9	4.048
42	61.2	4.847
48	64.0	5.606
54	66.3	6.289
60	68.4	6.960

Tableau 6.9 Table de correspondance entre l'âge, la taille (longueur à la fourche: LF) et le poids du patudo de l'Atlantique tropical oriental.
Cette table a été établie d'après les paramètres de la courbe de croissance de Von Bertalanffy calculés par Cayré et Diouf (1984): k (annuel) = 0,1127; L_{∞} = 285,37 cm, et moyennant l'adjonction de t_0 = -0,5 an. La relation taille-poids utilisée est celle de Parks et al. (1982), cf § 6.3.

AGE (années)	LONGUEUR FOURCHE (en cm)	POIDS (en kg)
0.5	30.4	0.6
1.0	44.4	0.9
1.5	57.6	4.2
2.0	70.1	7.5
2.5	81.9	11.9
3.0	93.0	17.4
4.0	113.5	31.5
5.0	131.8	49.1
6.0	148.2	69.7
7.0	162.8	92.1
8.0	175.9	116.0

Tableau 6.10 Relation âge-taille du patudo de l'Atlantique calculée selon les paramètres proposés par différents auteurs et déterminés par diverses méthodes. Le domaine de stricte application de ces clés est indiqué par les chiffres marqués d'un astérisque (*).

METHODE	LECTURE DIRECTE		PROGRESSION MODALE				MARQUAGE
	AUTEURS	AUTEURS	AUTEURS	AUTEURS	AUTEURS	AUTEURS	AUTEURS
	Gaikov et al (1980)	Draganick Pelczarski (1984)	Champagnat et Pianet (1974)	Marcille et al (1978)	Weber (1980)	Pereira (1984)	Cayré et Diouf (1984)
AGE (années)							
1	45.8	45.7	50.2*	48.8*	49.2*	42.8*	44.4*
2	78.8	81.3	78.7*	77.9*	72.4*	70.4*	70.1*
3	106.6	109.5	104.4*	103.0*	95.8*	95.8*	93.0*
4	130.0	132.0	127.6*	124.7*	119.1*	119.1*	113.5*
5	149.6	148.8	148.4	143.3*	140.5*	140.5*	131.8
6	166.2	164.0	167.2	159.4	160.2	160.2	148.2
7	180.1	175.3	184.1	173.2	178.2	178.2	162.8
8	191.7	184.2	199.4	185.2	194.8	194.8	175.9
9	201.6	191.3	213.2	195.5	210.0	210.0	187.6

C'est par l'analyse des contenus stomacaux que l'on étudie essentiellement la nourriture des thons dans la nature. Les études faites en Atlantique tropical oriental et plus particulièrement dans le golfe de Guinée, sont nombreuses, notamment: Postel (1954, 1955, 1955a, 1963), Marchal (1959), Bane (1963), Sund et Richards (1967), Dragovich (1969, 1970), Dragovich et Potthoff (1972), Pereiro et Fernandez (1974), Valle et al., (1979 et 1979a), Borodulina (1982), Gaikov (1983), Zavala-Camin (1986).

6.1.4.2 Méthodes utilisées pour l'étude de la nourriture des thons

Dragovich (1969), dans sa revue bibliographique sur la nourriture des thons de l'Atlantique, résume brièvement les différentes méthodes utilisées pour évaluer leur nourriture à l'aide des contenus stomacaux. Celles-ci sont:

- la méthode numérique. Elle propose de compter les organismes présents dans les estomacs et donne le pourcentage de chaque organisme.

- la méthode du pourcentage de la fréquence d'occurrence (Percentage of Frequency-of-Occurrence Method). Elle consiste à calculer le pourcentage du nombre de poissons qui ont ingéré la même entité de nourriture en fonction du nombre total de poissons examinés.

- la méthode volumétrique et/ou pondérale. Elle mesure le volume (par déplacement) et/ou mesure le poids de chaque entité ingérée, ou le volume total et/ou le poids total du contenu stomacal de chaque poisson.

- la méthode des "points" qui consiste à utiliser une échelle arbitraire pour mesurer le degré de réplétion d'un estomac.

- la méthode du "nomogramme" décrite par Chur (1973). Pour évaluer le degré de réplétion de l'estomac, on utilise un "nomogramme" de conversion défini à partir du rapport du poids de nourriture ingérée au poids du thon.

- la méthode de l'Index de l'Importance Relative (IRI: Index of Relative Importance) a été développée par Pinkas et al., (1971). Cet index IRI incorpore en un unique indice trois unités habituellement utilisées pour étudier l'importance des proies ingérées: la fréquence d'occurrence, le volume ou le poids et le nombre d'individus composant ce volume ou ce poids. Cette méthode a depuis été utilisée dans le Pacifique par Olson (1981) et dans l'Atlantique au large des côtes brésiliennes par Ankenbrandt (1985).

- la méthode dite du "Mean Volumetric Ratio Measurement" (MVRM) décrite par Ankenbrandt (1985) est une variante de la méthode de Pinkas et al., (1971) et permet de minimiser l'importance donnée au nombre de proies dans l'indice de Pinkas.

- la méthode dite de la "Relative Restored Mass" (RRM), décrite par Borodulina (1982). L'indice RRM est obtenu en multipliant le poids moyen du bol alimentaire par le nombre de proies trouvées dans l'estomac.

6.1.4.3 Résultats

6.1.4.3.1 Origine des données

Parmi les ouvrages cités plus haut nous ne retiendrons que ceux de Postel (1955 et 1963), Marchal (1959), Bane (1963), Sund et Richards (1967), Dragovich (1970), Dragovich et Potthoff (1972), Valle et al., (1979 et 1979a), Borodulina (1982), Gaikov (1983) et Zavala-Camin (1986). Nous analyserons les contenus stomacaux des trois principales espèces commerciales du golfe de Guinée: l'albacore, le listao et le patudo.

6.1.4.3.2 Composition qualitative et quantitative de la nourriture des thons

Avant d'aborder l'étude de la composition de la nourriture des thons, la plupart des auteurs analysent les pourcentages de thons pêchés ayant un estomac vide. Ces pourcentages présentent une très forte variabilité qui est fonction probablement des conditions de la pêche et de la collecte des estomacs; d'ailleurs cette notion de vacuité permet à

certain auteurs d'étudier l'heure de la journée ou la période de l'année pendant laquelle le thon se nourrit.

Comme le soulignent Dragovich et Potthoff (1972), des comparaisons qualitatives entre les travaux de différents auteurs sont difficiles en raison de l'identification souvent incomplète des proies ingérées par les thons. Dragovich (1969) dresse la liste des espèces rencontrées dans les estomacs des sept principales espèces de thons de l'Atlantique. Cependant, des comparaisons quantitatives entre ces différentes études reviennent généralement à comparer les principales catégories de nourriture (poissons, crustacés et céphalopodes).

Nous réunissons dans le tableau 6.11 le nombre de formes différentes trouvées dans les estomacs des trois principales espèces de thons pêchés dans le golfe de Guinée (albacore, listao et patudo) et décrites par différents auteurs. Dans sa revue bibliographique sur la nourriture des thons en Atlantique, Dragovich (1969), cite plus de 500 formes différentes identifiées dans les estomacs des sept principales espèces de thons. Sur ces 500 formes identifiées, il trouve que l'alimentation de ces espèces se compose de: 63% de poissons, 21% de crustacés, 14% de mollusques et de 2% de tuniciers. La plupart des poissons ingérés sont des formes adultes, juvéniles et des formes larvaires d'espèces pélagiques. Les crustacés ingérés appartiennent en majorité au macrozooplancton et au micronecton (principalement des crevettes). Les mollusques sont presque tous des céphalopodes. Le reste est représenté par des tuniciers, et parfois même des plumes (Postel, 1955), des bouts de bois (Alverson, 1963) ou des plantules de palétuvier (Marchal, 1959). A partir de la liste des proies ingérées, Marchal (1959) les sépare en plusieurs catégories: les espèces pélagiques de surface, bathypélagiques, réputées benthiques et côtières. Si Beebe (1936) note occasionnellement des espèces de poissons benthiques dans des estomacs d'albacores pêchés aux Bermudes, Marchal (1959) relève que les espèces réputées benthiques qu'il trouve dans les estomacs d'albacore, sont à des stades postlarvaires ou juvéniles en phase pélagique.

Nous regroupons dans le tableau 6.12, les quantités de nourriture ingérées et mesurées par la méthode des volumes pour les trois principales espèces de thons. La variabilité des résultats est le reflet de la période pendant laquelle les thons ont été pêchés et des lieux de pêche. Dans leur étude, Dragovich et Potthoff (1972), analysent les contenus stomacaux de thons pêchés pendant deux campagnes du N/O Undaunted le long des côtes entre le Nigeria et l'Angola, alors que Valle *et al.*, (1979) étudient les contenus stomacaux de thons pêchés à la palangre pendant seize mois dans tout le golfe de Guinée.

Nous ne pouvons pas regrouper dans un tableau les différentes valeurs du pourcentage d'occurrence des trois principaux groupes de nourriture trouvés dans les estomacs des thons. Cela provient du fait que la plupart des auteurs présentent des tableaux de pourcentages d'occurrence, non pas au niveau des groupes, mais au niveau des familles ou des espèces rencontrées dans les estomacs. Ces types de tableaux sont publiés par Dragovich (1970) pour l'albacore et le listao, et par Valle *et al.*, (1979a) pour le patudo. A titre indicatif nous présentons les pourcentages des fréquences d'occurrence publiés par Sund et Richards (1967). Parmi les 171 estomacs d'albacore et les 72 estomacs de listaos analysés, ces auteurs signalent la présence de poissons dans 76% des estomacs d'albacores et dans 73% de ceux de listaos, les crustacés se trouvent dans 53% des estomacs d'albacores et dans 22% de ceux de listaos. Enfin on rencontre des céphalopodes dans 40% des estomacs d'albacore et dans 14% de ceux de listaos.

Quant au volume du contenu stomacal lui-même, Postel (1955), note la remarquable capacité d'ingestion des albacores. Il relève un contenu stomacal de 1.15 kg d'un albacore mâle de 24 kg (soit 4.8% du poids). Dragovich (1970) pense que la capacité maximale de l'estomac d'un albacore ou d'un listao atteint 7% de son poids. En ce qui concerne le listao,

Tableau 6.11 Nombre de formes (genre ou espèce) identifiées dans les contenus stomacaux d'albacore, de listao et de patudo en Atlantique tropical oriental et dans le Pacifique tropical oriental par différents auteurs.

	ALBACORE			LISTAO			PATUDO		
	P	C	M	P	C	M	P	C	M
OCEAN ATLANTIQUE									
Postel 1955a	45	15	12	-	-	-	-	-	-
Postel 1963	-	-	-	9	6	1	-	-	-
Marchal 1959	31	6	-	-	-	-	-	-	-
Sund & Richards 1967(1)	17	10	9	6	2	1	-	-	-
Sund & Richards 1967(2)	12	6	4	3	1	2	-	-	-
Dragovich 1969	129	43	29	58	20	13	21	9	9
Dragovich 1970	75	39	17	39	33	17	-	-	-
Dragovich & Potthoff 1972(3)	69	27	18	61	35	9	-	-	-
Dragovich & Potthoff 1972(4)	20	10	6	55	11	11	-	-	-
Valle et al. 1979	60	15	6	-	-	-	-	-	-
Valle et al. 1979b	-	-	-	-	-	-	29	10	3
OCEAN PACIFIQUE									
Alverson 1963	83	36	25	33	30	13	-	-	-

LEGENDE :

P = Poissons C = Crustacés M = Mollusques

(1) = Campagne du "GERONIMO" janvier-mai 1964

(2) = Campagne du "GERONIMO" juillet-octobre 1964

(3) = Campagne de l'"UNDAUNTED" février-avril 1968

(4) = Campagne de l'"UNDAUNTED" septembre-novembre 1968

Tableau 6.12 Volumes des principaux groupes de nourriture rencontrés dans les contenus stomacaux (exprimés en pourcentage du volume total) d'albacore, de listao et de patudo en Atlantique tropical oriental, dans le Pacifique tropical oriental et dans l'océan Indien par différents auteurs.

	ALBACORE			LISTAO			PATUDO		
	P	C	M	P	C	M	P	C	M
OCEAN ATLANTIQUE									
Sund & Richards 1967(1)	55	8	19	96	2	1	-	-	-
Dragovich 1970	68*	20*	10*	32*	50*	15*	-	-	-
Dragovich & Potthoff 1972(2)	63*	14*	22*	80*	6*	11*	-	-	-
Dragovich & Potthoff 1972(3)	44*	9*	46*	58*	25*	16*	-	-	-
Valle et al. 1979	72.8	2.5	20.6	-	-	-	-	-	-
Valle et al. 1979b	-	-	-	-	-	-	65.3	2.3	32
OCEAN PACIFIQUE									
Alverson 1963	47	45	8	37	59	3	-	-	-
Waldron & King 1963(4)	46.7	24.8	27.9	74.6	3.7	19.9	62.3	1.7	35.9
OCEAN INDIEN									
Thomas & Kumaran 1963(5)	72	26.3	-	-	-	-	-	-	-
Kornilova 1981(6)	58.0	14.3	27.6	-	-	-	56.3	10.3	33.3

LEGENDE :

P = Poisson C = Crustacés M = Mollusques

* Valeurs calculées d'après une figure de l'article considéré.

(1) = Campagne du "GERONIMO" janvier-mai et juillet-octobre 1964

(2) = Campagne de l'"UNDAUNTED" février-avril 1968

(3) = Campagne de l'"UNDAUNTED" septembre-novembre 1968

(4) = Listaos pêchés dans le Pacifique central (résultats de divers auteurs)

(5) = Pourcentages exprimées en fonction du poids du contenu stomacal.

Dragovich (1970) estime que ce poisson est capable d'ingérer jusqu'à 15% de son poids par jour. Ces valeurs sont à rapprocher de celles trouvées par Kitchell et al., (1978) à partir d'études menées sur des listaos en captivité; les valeurs obtenues expérimentalement vont de 10% à 19% en fonction de l'activité du listao. En partant du principe que 1.0 ml de contenu stomacal équivaut à 1.0 g de nourriture ingérée, Dragovich (1970) ainsi que Dragovich et Potthoff (1972), trouvent que le volume total du contenu stomacal des albacores et des listaos est dans presque tous les cas inférieur à 1% du poids du poisson. Ces faibles volumes de contenus stomacaux peuvent être dus aux longues périodes entre deux prises de nourriture, à la rareté de la nourriture et/ou au fait que la plupart des organismes ingérés sont de petits organismes du macrozooplancton. Ces deux auteurs associent la faiblesse des volumes des contenus stomacaux à une digestion rapide voire même très rapide. Cette rapidité de digestion a été démontrée depuis par Kitchell et al., (1978).

6.1.4.3.3 Comportement alimentaire

L'albacore, le listao, le patudo ainsi que les thons en général, n'ont pas de nourriture préférentielle. Cette remarque est valable à l'échelle de l'espèce. Mais dans une zone donnée, il y a malgré tout un certain choix comme en témoigne les variations du pourcentage des trois groupes de proies ingérées (poissons, crustacés et mollusques) pour des poissons de tailles différentes. Les thons se nourrissent de poissons, de crustacés et mollusques pélagiques et épipélagiques y compris les formes larvaires et juvéniles de ces groupes ainsi que les formes larvaires et juvéniles de thonidés. On pourrait les qualifier de "mangeurs opportunistes", se nourrissant de tout animal qui bouge et qu'ils peuvent voir. La vision joue un rôle important, Murphy (1959) relève l'incapacité du germon à capturer des proies dans des eaux côtières turbides. Magnuson (1963) note que le germon (ainsi d'ailleurs que tous les thons) est un prédateur qui chasse à vue. On peut, cependant comme Sund et al., (1981) se poser la question de savoir comment les thons se prennent aux appâts morts accrochés sur les hameçons des longues lignes à des profondeurs supérieures à 300 mètres où la lumière est particulièrement faible.

6.1.4.3.4 Variation géographique dans le comportement alimentaire

Bane (1963) s'appuyant sur ses propres observations et sur celles de Marchal (1959) met l'accent sur le fait que dans le golfe de Guinée, les albacores qui vivent près de la côte se nourriraient principalement de poissons vivants en banc (anchois, sardinelles), tandis que les albacores qui vivent autour des îles se nourriraient principalement de balistes, de monacanthidés et d'invertébrés. Les albacores du large se nourriraient de céphalopodes et d'organismes pélagiques.

6.1.4.3.5 Alimentation des thons et zones productives

Dragovich (1969) souligne le fait que dans l'Atlantique, en dehors des travaux des soviétiques (cités par Dragovich, 1969), très peu d'études portent sur la relation entre la nourriture des thons et les zones de productivité. Plusieurs auteurs tentent de lier la distribution des thons à celle de sa nourriture: Blackburn (1968), Legand et al., (1972), Roger et Grandperrin (1976) dans le Pacifique et Beardsley (1969), Dufour et Stretta (1973), Herbland et Stretta (1973) en Atlantique. Ces derniers, signalent que: "la liaison entre micronecton et thon demeure conjecturale en raison de l'inaptitude des filets à capturer les proies des thons, de la diversité du régime alimentaire et de la non simultanéité des études micronecton - contenus stomacaux."

Dragovich (1970) est le seul auteur à aborder le problème de la chaîne alimentaire qui aboutit aux thons en analysant les contenus stomacaux des poissons ingérés par des albacores et des listaos. Les résultats de cette étude confirment la dépendance des organismes proies envers le

macrozooplancton. Les copépodes dominent dans le bol alimentaire des poissons ingérés. Dufour et Stretta (1973), notent que le zooplancton et le micronecton sont abondants au sein de structures thermiques de types frontales où les thons se concentrent.

6.1.4.3.6 Variation saisonnière de la nourriture

Sund et Richards (1967) remarquent une différence dans la présence de quelques organismes dans les estomacs d'albacore et de listao entre des croisières effectuées en saison chaude et saison froide par le "Gerónimo". Des deux croisières du N/O Undaunted effectuées également en saison chaude et en saison froide, Dragovich et Potthoff (1972) obtiennent des résultats comparables. Si ces quatre auteurs relèvent des différences dans l'absolu pour la nourriture des thons en saisons froide et chaude, il n'en est pas de même si l'on examine les familles des taxons ingérés. Sund et Richards (1967) découvrent des dactyloptéridae dans les estomacs en saisons chaude et froide alors que Dragovich et Potthoff (1972) ne trouvent cette famille qu'en saison chaude. Certaines espèces de crustacés (*Phronima sedentaria*, *Phrosima semilunata*, *Euphausia sp.*) n'apparaissent selon Sund et Richards (1967) qu'en saison chaude alors que Dragovich et Potthoff (1972) les observent pendant les deux saisons. Pour l'albacore et le listao, il faudrait davantage de récoltes pour que des analyses sur la présence de certaines proies en fonction des saisons hydrologiques du golfe de Guinée soient significatives.

L'importante source de données réunie par Gaikov (1983) lui a permis de cerner les grandes lignes des variations saisonnières de l'alimentation du patudo dans le golfe de Guinée. Selon cet auteur, le taux de réplétion des estomacs est maximal d'avril à août et en octobre-novembre et décroît en septembre.

6.1.4.3.7 Nourriture en fonction de l'heure de la journée

La variation diurne de la prise de nourriture du listao observée par Dragovich (1970) est identique à celle observée par d'autres auteurs dans le Pacifique (Waldron, 1963; Nakamura, 1965); le listao se nourrit activement le matin et avant le coucher du soleil et pas la nuit. Dragovich (1970) analyse à l'aide d'un test statistique (pour des listaos uniquement pêchés dans le golfe de Guinée), la moyenne du volume du contenu stomacal en fonction de l'heure de la journée. Le pourcentage d'estomacs vides est le plus élevé et le volume moyen du bol alimentaire est le plus faible près de midi.

Pour l'albacore, Bane (1963) estime que cette espèce se nourrit principalement tôt le matin (avant 10 heures) et tard dans l'après midi (après 16 heures) mais quelle est toutefois capable de se nourrir à n'importe quelle heure de la journée. Talbot et Penrith (1963), notent également qu'au large de l'Afrique du Sud, l'albacore ainsi que le patudo se nourrissent principalement tôt le matin, puis l'activité alimentaire se ralentit pendant la journée pour croître en fin de journée. Selon ces deux auteurs, l'albacore ne se nourrit pas la nuit alors que le patudo serait capable de le faire. Pour le patudo capturé à la palangre dans le golfe de Guinée, Fedoseev et Chur (1979), à partir de 162 thons étudiés, trouvent que le patudo présente un indice de réplétion élevé entre 14 et 15 heures ainsi qu'entre 17 et 18 heures.

6.1.4.3.8 Nourriture en relation avec l'espèce et la taille des thons

Dragovich (1970) se livre à des comparaisons entre la nourriture des albacores et des listaos. Il note une nette similitude dans les régimes alimentaires de ces deux espèces dans l'Atlantique pris dans son ensemble. Dans le golfe de Guinée, il relève que sur 38 familles de poissons trouvées dans des estomacs d'albacore et 21 pour le listao, 20 familles de poissons sont communes aux deux. En examinant le tableau 6.11, on remarque le plus

grand nombre de formes identifiées dans les estomacs d'albacore par rapport à ceux de listao. Cette plus grande diversité dans l'alimentation de l'albacore est sans doute à relier au fait que cette espèce atteint des tailles supérieures à celles du listao. Cependant, en analysant les contenus stomacaux d'albacores et de listaos pêchés simultanément, moins de la moitié des taxons est commune aux deux espèces: la prise de nourriture pour les deux espèces serait sélective. Dragovich et Potthoff (1972), testent par un X2 l'homogénéité du rapport du volume des poissons ingérés au volume total de nourriture par des albacores et des listaos pêchés dans un même banc. La différence entre les deux espèces n'est significative que pour seulement une des deux campagnes du N/O Undaunted. Zharov et al. (1964) (article non consulté mais cité par Dragovich, 1969), observent des différences chez l'albacore et le listao; le premier se nourrirait d'une grande variété d'organismes allant du macrozooplancton aux poissons, alors que le second consommerait des poissons juvéniles, des sardines, des seiches et des petits crustacés. Le nombre de crustacés ingérés par les listaos est relativement plus important que chez d'autres thons comme l'albacore (Cayré, 1984).

Bane (1963) trouve que le volume du bol alimentaire de l'albacore croît proportionnellement avec sa taille. Cependant il note que les estomacs des petits albacores contiennent par rapport au poids du corps plus de nourriture que ceux des gros albacores.

Dragovich et Potthoff (1972), étudient pour différentes classes de taille d'albacore et de listao les volumes des contenus stomacaux et la fréquence de présence des trois principaux groupes ingérés par les thons. De cette étude il ressort que le pourcentage du volume et la fréquence d'occurrence des poissons ingérés croissent avec la taille des thons; Cayré (1984) ajoute que cela proviendrait à la fois des meilleures performances natatoires des listaos plus âgés et de l'agrandissement de leur peigne branchial qui retiendrait moins les proies de petites tailles telles que les crustacés. En conclusion, Dragovich et Potthoff (1972) estiment qu'il y a dans l'ensemble très peu de différence dans la nourriture trouvée dans les estomacs en fonction du poids du corps des deux espèces.

6.1.4.3.8 Cannibalisme

A partir des contenus stomacaux d'albacores pêchés dans le golfe de Guinée par des senneurs ivoiriens de décembre 1981 à mars 1982, Zavala-Camin (1986) se livre à l'étude du cannibalisme chez les thons. Pour les listaos en tant que proie, il n'ont été rencontrés que dans 6 estomacs d'albacore sur 218 examinés. A partir de listaos pêchés par la flottille des canneurs de Tema, cet auteur ne rencontre aucun listao parmi les 145 listaos qu'il a examiné. S'appuyant sur une revue bibliographique, Zavala-Camin (1986), calcule les pourcentages de listaos rencontrés dans les contenus stomacaux de prédateurs (thonidés et poissons porte-épées). Si l'on extrait de cette analyse bibliographique les informations concernant les listaos trouvés dans les estomacs de thonidés, on trouve que pour les listaos, le taux de cannibalisme est très faible: sur 6226 estomacs de listaos analysés par neuf auteurs en Atlantique, dans le Pacifique et dans l'océan Indien, seulement 17 estomacs contiennent des listaos, soit un taux de cannibalisme de 0.26%. Pour les autres thonidés, 7.9% des estomacs d'albacores pêchés dans les trois océans contiennent des listaos; pour le patudo, ce taux s'élève à 5.2%. Dans cette analyse, il ressort que les principaux prédateurs des listaos sont plutôt les poissons porte-épées (Istiophorus platypterus, Makaira nigricans, Makaira indica, Tetrapterus audax et Tetrapturus albidus).

6.1.4.3.9 Autres types d'analyses faites dans les océans Atlantique, Indien et Pacifique

Dragovich (1969) cite les auteurs utilisant les thons comme collecteurs d'organismes marins; dans cet ordre d'idée, les travaux de

Bouxin et Legendre (1936) pour la description de la faune pélagique du golfe de Gascogne sont les plus remarquables.

- Variation de la nourriture en fonction de la distance à la côte. Waldron et King (1963) en analysant les contenus stomacaux de listaos de la côte (des îles du Pacifique central) à 200 milles et plus au large, trouvent que les contenus stomacaux croissent au fur et à mesure que l'on s'éloigne de la côte jusqu'à une distance de 50 milles. Au delà de cette distance, les variations sont irrégulières.

- Variation de la nourriture en fonction de la profondeur. Ces analyses sont surtout faites dans le Pacifique (Legend et al., 1972) et dans l'océan Indien (Kornilova, 1981).

- Blackburn et Laurs (1962), présentent pour le Pacifique tropical oriental des cartes de la répartition diurne et nocturne des proies du listao en s'appuyant d'une part sur les travaux de Alverson (1963), Nakamura (1965) et de Waldron et King (1963) concernant la nourriture des thons et sur les campagnes "EASTROPAC" au cours desquelles les organismes proies sont prélevés avec un filet entre 200 mètres et la surface.

6.1.4.3.10 Problèmes posés par l'alimentation des thons

Dans l'introduction, nous annonçons que la distribution des thons est déterminée par la présence de nourriture au sein d'un intervalle de température. Comme le soulignent Kitchell et al., (1978): "il peut sembler paradoxal que la nourriture puisse manquer alors qu'elle est un facteur limitant la croissance des thons étant donné qu'ils vivent dans ce qui est sûrement l'endroit le plus pauvre fréquenté par des poissons: la zone épipélagique des mers tropicales".

Ce paradoxe ne s'arrête pas là, car Roger et Grandperrin (1976) trouvent que les thons ne se nourrissent que de jour sur des proies épipélagiques et qu'ils se nourrissent très rarement des poissons du micronecton qui migrent verticalement la nuit; ces poissons constituent la majeure partie de la D.S.L. (Deep Scattering Layer)). De plus les poissons proies des thons ne se nourrissent également que le jour sur des euphausiacés (Stylocheiron) qui ne migrent pas. Ces deux auteurs constatent donc que tous les maillons de la chaîne alimentaire habitent la couche 0-450 m le jour et se nourrissent le jour. Selon ces auteurs, cela implique que l'ichthyofaune épipélagique n'a pas la possibilité à travers la chaîne alimentaire de bénéficier de la biomasse considérable des espèces migrantes. Cette analyse doit à notre sens être modérée car le thon est un prédateur opportuniste qui chasse à vue et dont le spectre alimentaire est très vaste. Ceci lui permet de se nourrir sur ce qui lui est le plus accessible à l'endroit où il se trouve (Blackburn, 1968 et Valle et al., 1979) et de se nourrir d'espèces capables elles-mêmes de se nourrir de nuit sur les espèces migrantes. D'ailleurs selon Roger et Grandperrin (1976), les thons, par l'intermédiaire des céphalopodes qui entrent pour une bonne part dans leur ration alimentaire, bénéficient un peu de cette faune migratrice. Les céphalopodes ont également une activité alimentaire nocturne.

A la situation paradoxale énoncée par Kitchell et al., (1978) et Roger et Grandperrin (1976), nous soulignerons comme Sund et al., (1981), qu'il est vital pour les thons de se déplacer vers des zones relativement riches dans lesquelles ils pourront se regrouper sur des concentrations de nourriture qu'ils trouveront en des endroits où la température leur sera favorable.

6.1.4.4 Conclusions

L'albacore, le listao et le patudo ont une nourriture très variée: ce sont des prédateurs actifs qui chassent à vue dans la zone épipélagique de

l'océan, tôt le matin et en fin d'après midi avec pour le patudo une possibilité de se nourrir la nuit. Si, globalement, les thons ont tous une nourriture assez semblable, il semblerait qu'au sein d'un même banc, l'albacore et le listao ne consommeraient pas toujours les mêmes proies, mais auraient cependant une préférence pour les poissons dès qu'ils seraient capable de les capturer.

Les variations qualitatives de la nourriture en fonction de l'hydro-climat sont attendues en raison du comportement alimentaire opportuniste des thons; en revanche, l'absence d'étude des variations quantitatives de la nourriture de l'albacore et du listao en fonction de la saison ne permet pas d'avoir une vue d'ensemble de la biologie de ces deux espèces en liaison avec la reproduction et la migration. Cependant, les travaux de Kitchell et al. (1978), montrent que la disponibilité de la nourriture est un facteur limitant la croissance des juvéniles d'albacore et de listao, tandis que pour les poissons adultes le facteur limitant est leur capacité à consommer et à assimiler la nourriture disponible.

Kitchell et al. (1978), s'appuyant sur les travaux de Reid (1962) dans le Pacifique central, évaluent à 2.5 ppb la quantité d'organismes proies dans la mer. Malgré cette nourriture théoriquement très diluée, les thons peuvent survivre; ce qui témoigne premièrement de la forte répartition en tache de la nourriture et deuxièmement de la remarquable capacité des thons à localiser et à "moissonner" ces agrégats d'organismes proies.

6.1.5. Les thons et la thermorégulation

6.1.5.1. Introduction

Ce sont essentiellement des chercheurs américains qui se sont intéressés au phénomène très exceptionnel dans le monde des poissons d'une certaine forme de conservation de la chaleur interne que l'on rencontre chez les thons et quelques requins (Lamnidae). Bien que ce phénomène n'ait pas fait l'objet de recherches ou d'expérimentations conduites sur les thons de la zone d'étude, il est tout à fait justifié de rappeler ici l'état des connaissances acquises en ce domaine et de faire la synthèse des hypothèses et faits réels sur ce sujet caractéristique des thons quelque soit la zone géographique concernée.

Depuis la plus haute antiquité on retrouve des observations selon lesquelles la chair de thons récemment capturés semble plus chaude que l'eau dans laquelle ces poissons ont été pêchés. La première personne à décrire précisément ce phénomène est le physicien anglais Davy qui relate avoir mesuré des écarts d'environ 10°C entre la température de l'eau de mer et celle de la chair de certains thons (Davy, 1835). Ce n'est qu'en 1923 que le biologiste japonais Kishinouye a mis en relation cette faculté des thons à maintenir une chaleur interne supérieure à celle de leur environnement avec la présence chez ces espèces d'un système circulatoire très particulier qu'il qualifie de "système vasculaire échangeur de chaleur par circulation à contrecourant" (ou rete mirabile). Cette faculté de conserver la chaleur produite par le métabolisme, et la présence de ce système vasculaire très particulier, sont propres aux thons et à certains requins, et uniques dans le monde des poissons. Dans la famille des Scombridae ce système échangeur de chaleur permet de distinguer l'ensemble des 13 espèces de thons (groupe des thunnini) de toutes les autres espèces de cette famille (Kishinouye, 1923 ; Gibbs and Collette, 1967 ; Collette, 1978).

Le principe de ce système peut être schématisé de la manière suivante: le sang, chauffé par l'activité métabolique est dirigé par les veines vers les branchies pour y être réoxygéné; le sang veineux chaud va donner une partie de sa chaleur au sang bien oxygéné mais plus froid qui vient des branchies et se dirige dans les artères vers les muscles; cet échange de

chaleur peut se faire grâce à l'existence d'un échecveau de vaisseaux capillaires, très fins et très rapprochés dans lequel les capillaires veineux, qui transportent le sang "chaud", croisent en un réseau compliqué les capillaires artériels qui amènent le sang "frais" ; l'écoulement du sang dans ces deux types de capillaires est ralenti par la complexité même du réseau. Comme la circulation dans les deux réseaux, artériel et veineux, se fait en sens inverse, il y a échange de chaleur entre le sang veineux "chaud" et le sang artériel "froid".

Après Kishinouye ce n'est que dans les années soixante et soixante dix que plusieurs auteurs ont pu réellement mesurer avec précision sur des thons récemment capturés, ou observés directement en mer au moyen de marquages acoustiques, les écarts de température entre l'eau et le sang de diverses espèces de thons, et à analyser précisément le système circulatoire de ces espèces (Barrett and Hester, 1964; Carey and Teal, 1966; Carey et al., 1971; Stevens and Fry, 1971; Stevens et al., 1974). Par ailleurs de nombreux travaux se sont attachés à préciser les mécanismes intimes permettant la conservation de chaleur en relation avec le métabolisme des thons, et d'en analyser les conséquences sur le comportement et la répartition des espèces (Neill et al., 1972; Neill and Stevens, 1974; Dizon et al., 1974; Graham, 1973, 1975; Neill et al., 1976; Dizon et al., 1976, 1977, 1978; Barkley et al., 1978; Brill, 1978; Brill et al., 1978; Graham and Diener, 1978; Sharp and Vlymen, 1978; Stevens and Carey, 1981).

Dans ce chapitre nous nous attacherons à souligner les différences qui existent dans les divers systèmes circulatoires échangeurs de chaleur et permettent de distinguer trois groupes d'espèces chez les thons ; nous énumérerons ensuite les avantages ou les contraintes que le système échangeur de chaleur semble impliquer, avant d'évoquer comment il peut jouer sur le comportement et la répartition des espèces.

6.1.5.2. Description du système vasculaire échangeur de chaleur

Ce système, dont la description générale est donnée en introduction peut se trouver en trois endroits différents du corps ce qui conduit à distinguer 3 types d'échangeurs de chaleur :

- Un système échangeur de chaleur latéral ou SEL (figure 6.21), composé d'un ou deux rete mirabile, localisés sur chaque côté du corps et dans chacun desquels des capillaires artériels et veineux issus d'une artère cutanée et d'une veine cutanée, s'entrecroisent. L'anatomie de l'ensemble du système (origine des artères cutanées, raccordement des veines cutanées, association des capillaires...) et l'importance de son développement permettent de distinguer et de classifier (phylogénie) les différentes espèces de thons (figure 6.21).

- Un système échangeur de chaleur central ou SEC situé sous la colonne vertébrale dans l'arc hémal (figure 6.21) et dont le rete mirabile est formé par l'association de capillaires veineux reliés à la veine cardinale postérieure et de capillaires artériels issus de l'aorte dorsale. L'importance et l'agencement du rete mirabile, l'association plus ou moins étroite de l'aorte dorsale et de la veine cardinale postérieure, et la position plus ou moins proche du SEC de la face ventrale des vertèbres dans l'arc hémal, ainsi que tout simplement la présence ou l'absence de l'ensemble de ce système échangeur de chaleur central, sont également des éléments caractéristiques des différentes espèces de thons.

- Un système échangeur de chaleur viscéral (SEV) situé sur la face ventrale du foie et composé de plusieurs retia mirabilia, ou cônes vasculaires (1 à 5 cônes par lobe du foie), associant les vaisseaux sanguins qui courent sur les faces ventrales des lobes du foie aux faces dorsales de chacun de ces lobes. La présence ou l'absence de ce système permet aussi de répartir les thons en deux groupes distincts.

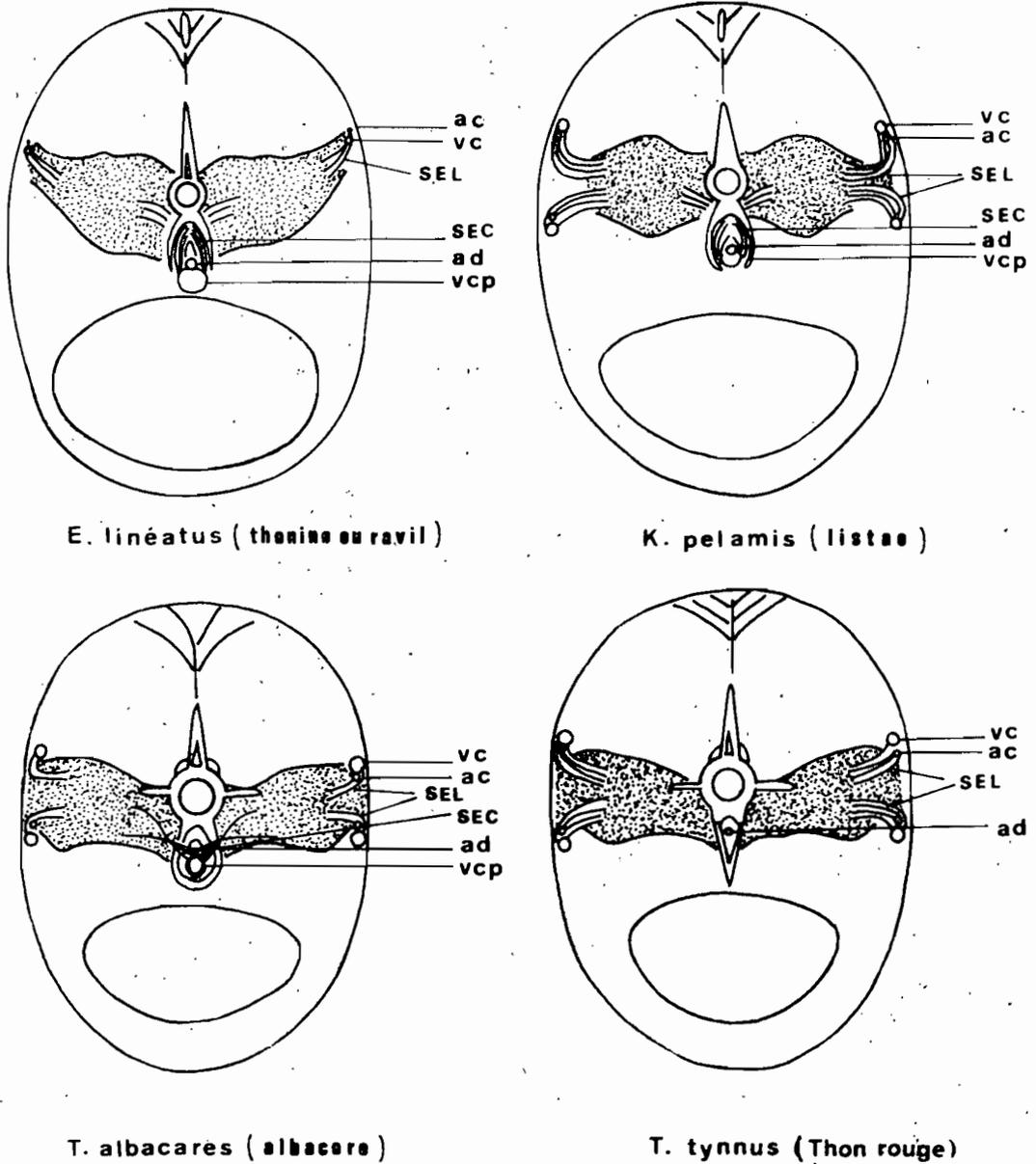


Figure 6.21. Coupes transversales dans la partie médiane du corps de quatre espèces de thons et positions des échangeurs de chaleur latéraux (SEL) et centraux (SEC). L'emplacement des muscles rouges est indiqué par les zones pointillées (d'après Graham, 1975).

ad = aorte dorsale vcp = veine cardinale postérieure
vc = veines cutanées ac = artères cutanées

6.1.5.3. Classification des thons basée sur le système échangeur de chaleur

La présence d'un système échangeur de chaleur latéral (SEL) est caractéristique de toutes les espèces de thons (Thunnini). Le développement plus ou moins important de ce système permet de classer phylogénétiquement les différentes espèces de thons (figure 6.21). Le genre le plus primitif est Auxis qui n'a qu'une paire d'artères cutanées; chez les autres espèces, le SEL et la vascularisation cutanée sont de plus en plus développés quand on passe du listao, Katsuwonus (2 paires d'artères cutanées), puis successivement aux différentes espèces du genre Thunnus à savoir l'albacore (T. albacares), le patudo (T. obesus) et le thon rouge (T. Thynnus). Ce développement du SEL semble aller de pair avec une réduction de l'importance du système échangeur de chaleur central (Sharp et Pirages, 1978). Celui-ci est pratiquement absent chez le patudo et inexistant chez le thon rouge, espèce chez laquelle il n'y a pas de veine cardinale postérieure.

La présence ou l'absence d'un système échangeur de chaleur central a permis de distinguer 2 groupes de thons (Gibbs and Collette, 1967) :

- Un groupe à affinités tempérées, ou groupe thon rouge (T. thynnus, T. alalunga) qui n'a pas de SEC,
- Un groupe à affinités tropicales, ou groupe albacore (Auxis, Euthynnus, Katsuwonus, T. albacares).

Le patudo (T. obesus) serait intermédiaire à ces deux groupes en raison du développement pratiquement nul de son SEC et de la présence, comme chez le thon rouge, d'un système échangeur de chaleur viscéral (SEV).

A l'intérieur du groupe albacore le développement du SEC, ainsi que la disposition et l'importance des muscles rouges permettent de distinguer les espèces côtières peu migratrices, auxide et thonine (Auxis, Euthynnus), des espèces hautement migratrices à vaste aire de répartition comme l'albacore (T. albacares) et le listao (K. pelamis) ; la disposition des muscles rouges de l'albacore (en contact avec la surface du corps) permet de dire qu'à taille égale l'albacore est une espèce plus tropicale et moins cosmopolite que le listao (Sharp et Pirages, 1978).

6.1.5.4. Avantages et mécanismes de la thermorégulation chez les thons

En général chez l'ensemble des poissons toute la chaleur produite par le fonctionnement du métabolisme et véhiculée par le sang, est dissipée au niveau des branchies. Chez les thons la chaleur métabolique est plus ou moins conservée, ou pour le moins dissipée avec un certain retard, grâce au système échangeur de chaleur; ceci se matérialise par un excès de chaleur des muscles des thons par rapport à leur environnement. Cet excès de chaleur quand il est mesuré au moment de la capture, peut aller jusqu'à 21^o5C chez le thon rouge (Carey et al., 1971), jusqu'à 21^oC chez le patudo (Konagaya et al., 1969), 7^oC chez l'albacore et 11^o7C chez le listao (Barrett and Hester, 1964; Stevens and Fry, 1971).

6.1.5.4.1. Avantages liés à la conservation de la chaleur

La quantité de chaleur métabolique produite est fonction de l'intensité du travail musculaire. On a pu calculer que 80 % de l'énergie dépensée par un listao est transformée en chaleur; seuls les 20 % restant servent réellement à la propulsion de l'animal (Webb, 1975). En conséquence, plus un thon va nager vite, plus il va produire de chaleur. Cette observation a conduit de nombreux auteurs à faire l'hypothèse que le principal intérêt pour les thons de conserver la chaleur était de faciliter le travail musculaire et d'assurer une vitesse de nage soutenue maximale (Carey et al., 1971).

D'autres avantages directement liés au maintien d'une température relativement chaude ou à l'inertie thermique qu'engendrent les systèmes échangeurs de chaleur ont été avancés :

- permettre une souplesse certaine sur le contrôle d'un métabolisme élevé tel que celui des thons (Hochachka et al., 1978).
- faciliter la diffusion de l'oxygène de la myoglobine vers les mitochondries des cellules musculaires qui travaillent (Stevens and Carey, 1981)
- permettre une certaine indépendance vis-à-vis des variations extérieures de la température et par là faciliter les déplacements dans des milieux aux caractéristiques contrastées (Graham, 1975)
- augmenter la rapidité de digestion en maintenant une température assez élevée des viscères (Magnuson, 1969).

6.1.5.4.2. La thermorégulation chez les thons

Les différents avantages potentiels d'une température interne élevée et leur importance relative restent cependant encore largement des hypothèses à démontrer. En effet, la principale question qui reste encore à élucider est en fait directement liée au fonctionnement et au rôle du système échangeur de chaleur notamment chez les thons tropicaux qui évoluent dans des eaux dont la température est relativement élevée (supérieure à 20°C).

Nous avons vu schématiquement que le rôle principal et apparemment unique du système échangeur de chaleur est de conserver à l'intérieur du corps une partie de la chaleur produite par l'activité métabolique (muscles), ce qui, à partir d'un certain niveau d'activité, peut conduire à ce que la température interne soit supérieure à la température externe de l'environnement. La température interne des thons semble ainsi conditionnée par le niveau d'activité de l'individu et par la température de son environnement. Dans ces conditions de conservation permanente de la chaleur métabolique, la température interne des thons devrait, en cas d'intense activité soutenue pendant une longue période (cas fréquent chez les thons), atteindre des valeurs fatales pour les individus. On comprend alors la nécessité absolue que cette élévation de température interne puisse être contrôlée, notamment lors d'évolutions en eaux chaudes, par un mécanisme quelconque afin qu'elle ne s'élève pas au delà d'un certain seuil; c'est ce mécanisme de contrôle que l'on désigne par le terme "thermorégulation", et qu'il semble logique d'invoquer chez les thons. Cette thermorégulation semble réalisée de deux manières différentes par les thons : par modification du comportement et/ou modifications physiologiques internes.

- Thermorégulation par comportement

Si l'on s'en tient au seul rôle du système échangeur de chaleur évoqué jusqu'à présent (conservation d'une partie de la chaleur métabolique), plusieurs mécanismes de thermorégulation peuvent être invoqués conjointement ou non ; nous les regroupons ci-dessous sous le terme "thermorégulation par comportement" car tous font intervenir un mouvement ou une activité volontaire des individus.

Ces mécanismes sont :

- des déplacements verticaux du poisson, qui le font passer alternativement des eaux chaudes de surface aux eaux plus froides des couches d'eaux profondes. De tels mouvements ont été clairement mis en évidence par des expériences de marquages acoustiques conduites entre autres sur les trois espèces, albacore, listao et patudo (Yuen, 1970; Dizon et al., 1978; Carey and Olson, 1982; Levenez, 1982; Yonemori, 1982; Cayré et al., 1986)
- modification de la vitesse : ralentissement de nage pour diminuer la quantité de chaleur produite ou accélération de la nage pour accroître la quantité de chaleur dissipée à l'extérieur.
- augmentation de la surface du corps par laquelle une grande partie de la chaleur peut être dissipée à l'extérieur (Brill, et al., 1978), notamment

par le déploiement des nageoires dorsales ou par tout autre moyen qui peut accroître la turbulence de l'eau autour du corps.

Cependant aucune de ces tactiques de thermorégulation ne semble en elle-même réellement suffisante pour dissiper les fortes quantités de chaleur produites à de hauts niveaux d'activité notamment dans des eaux tropicales (Dizon et al., 1978; Sharp and Vlymen, 1978). Par ailleurs, certaines de ces tactiques semblent peu conciliables avec la biologie des thons qui, grands pélagiques migrateurs, sont toujours à la recherche d'un maximum d'efficacité de leur nage.

Partant de l'observation selon laquelle le problème de dissipation de la chaleur se pose surtout pour les espèces qui fréquentent habituellement les eaux tropicales (Auxide, thonine, albacore, listao), et que ce n'est que chez ces espèces que l'on observe la présence d'un système échangeur de chaleur central, Sharp et Vlymen (1979) ont été amenés à postuler l'idée selon laquelle ce système servirait ou participerait à un processus tendant plutôt à faire baisser la chaleur qu'à la conserver; ce processus pourrait se réaliser si comme le suggèrent Sharp et Vlymen le système échangeur permettait en fait une conduction accélérée du sang dirigée sur les branchies, lieu essentiel de dissipation de la chaleur.

- Thermorégulation physiologique

Dizon, Brill et Yuen (1978), constatant que les thons doivent parfois dissiper au maximum la chaleur produite (à niveau d'activité élevé), ou au contraire conserver cette chaleur, ont été amenés à postuler l'existence d'une véritable thermorégulation physiologique chez ces espèces. Leur postulat repose à l'origine sur des expérimentations et observations directes faites sur des thons (listao) maintenus en captivité dans des bassins; ces auteurs se sont aperçus :

- d'une part que des modèles de prédiction de la température interne des animaux observés semblaient indiquer que l'efficacité du système échangeur de chaleur pouvait varier de 17 à 47 % et que ceci expliquerait que les températures internes observées sont souvent inférieures à celle prédites par les modèles.

- d'autre part aucun des modèles utilisés ne peut clairement décrire les relations complexes (et très variables) entre la température interne, la vitesse de nage et la température du milieu environnant.

Ils admettent alors que pour les thons le moyen le plus simple pour résoudre les problèmes de rétention ou de dispersion de la chaleur selon les besoins, est de pouvoir shunter à volonté ce système échangeur de chaleur. C'est cette faculté de découplage du système échangeur de chaleur qui permettrait alors la thermoregulation des thons.

Bien que les mécanismes physiologiques de cette thermoregulation restent encore largement mal élucidés, deux processus semblent intervenir :

- Le premier mécanisme permet de limiter la quantité de chaleur produite par amélioration de l'efficacité de la nage ; ainsi lors de périodes d'intense activité, ce sont les muscles blancs qui entrent en jeu ; ceux-ci fonctionnent pour une large part de manière anaérobie (ce qui tend à diminuer la consommation d'oxygène), et produisent donc beaucoup moins de chaleur que les muscles rouges ; de plus ils ne sont pas reliés au système circulatoire échangeur de chaleur.

- Selon le second mécanisme, encore largement hypothétique, le système échangeur de chaleur permettrait dans certains cas, à de plus importantes quantités de chaleur de se dissiper au niveau des branchies.

6.1.5.5. Conclusion

Bien que le rôle des systèmes vasculaires échangeurs de chaleur, et surtout leur implication dans un ensemble visant à assurer une certaine thermorégulation chez les thons, restent encore à préciser, il est

indéniable que la structure et le développement de ces systèmes, associés à la disposition des muscles rouges, ont des implications directes sur l'écologie des thons.

Pour illustrer ce rôle du système échangeur de chaleur sur le comportement on peut mentionner plusieurs exemples :

- Pour les pêcheurs sportifs, que la nature ou le développement du système échangeur de chaleur joint à la température du milieu au moment de la capture semblent influencer directement sur la combativité des différentes espèces de thons ; le thon rouge dont le système échangeur de chaleur est le plus sophistiqué, serait ainsi toujours plus combatif qu'un albacore ou qu'un patudo par exemple. Des cas de poissons capturés après un combat intense et montés à bord morts avec la chair anormalement molle peuvent s'expliquer par l'impossibilité de ces individus à accomplir une thermorégulation suffisante dans des conditions extrêmes et anormales d'activité. Les thons présentant cette chair ramollie sont parfois observés à l'occasion de gros coups de senne, et sont désignés par le terme anglais de "burnt tunas". Ces individus peu prisés par les conserveries sont totalement impropres à la consommation crue sous forme de "Sashimi" très appréciée des Japonais. Il est d'ailleurs assez remarquable que sur le marché japonais les espèces de thons qui ont la plus grande valeur commerciale soient justement les espèces dont le système échangeur de chaleur est le plus efficace (thon rouge, patudo) et chez lesquelles le phénomène de "burnt tunas" est rarement observé.

Les différentes caractéristiques du système échangeur de chaleur permettent en grande partie de comprendre les affinités écologiques (en regard de la température du milieu) des diverses espèces de thons ou, au sein d'une même espèce, des différentes gammes de taille de l'espèce considérée. On peut ainsi séparer :

- les petits thons côtiers et à affinité strictement tropicale : Auxis (auxide), Euthynnus (thonine)..., espèces dont le système échangeur de chaleur central est bien développé, le système échangeur de chaleur latéral tout juste fonctionnel, et qui possèdent d'importants muscles rouges, ayant une large surface de contact avec l'extérieur.

- les jeunes individus (LF < 70 cm) à affinité tropicale quasi-exclusive des espèces T. albacares (albacore) et T. obesus (patudo) dont les systèmes échangeurs de chaleur sont encore mal développés par rapport à celui des adultes.

- les albacores adultes à affinité tropicale, mais moins marquée que celle des jeunes, en ce sens qu'ils sont fréquemment observés aux limites horizontales et verticales de l'habitat de l'espèce dans des eaux à 15°C - 20°C.

- les espèces cosmopolites comme le listao (K. pelamis), dont l'aire de répartition déborde largement les seules régions tropicales.

- les patudos adultes à affinité plutôt tempérée 10°C-18°C, (contrairement aux jeunes de l'espèce) et que l'on rencontre le plus souvent dans les eaux froides (10-15°C) de profondeur (300- 400 m) dans les régions strictement tropicales, ou dans celles de surface des régions nord et sud de l'habitat de l'espèce.

- les thons à affinité tempérée assez stricte (12°C-18°C) comme le germon (T. alalunga), ou tempérée mais très cosmopolite (5°C-28°C) comme le thon rouge (T. thynnus) qui est l'espèce de thon phylogénétiquement la plus avancée.

On comprend alors bien l'importance et l'intérêt de connaître les phénomènes de thermorégulation chez les thons puisqu'ils influencent directement la répartition verticale et horizontale (biogéographie) des différentes espèces.

Ces connaissances sur la thermorégulation des différentes espèces sont donc tout à fait transposables aux thons du golfe de Guinée et permettent de comprendre certaines caractéristiques des pêcheries thonières tropicales telles que les zones préférentielles d'abondance apparente et de bonne

capturabilité des différentes espèces (albacore, listao et patudo) ou, au sein d'une espèce donnée, des gammes de tailles des individus exploités.

6.1.6. L'oxygène dissous et la répartition des thons dans l'Atlantique

6.1.6.1. Introduction

Pendant très longtemps on a souligné les corrélations étroites existant entre certains facteurs abiotiques et la répartition des espèces telle que l'on peut l'estimer par les captures qui en sont faites. Les facteurs ou paramètres les plus fréquemment cités, en raison essentiellement de la facilité de les mesurer en mer, sont la température, la salinité et l'oxygène dissous. C'est ainsi que nombre de corrélations ont été et sont encore calculées entre ces paramètres et certaines variables d'ordre biologique. Il faut cependant rappeler ici qu'une corrélation entre deux variables n'implique pas a priori l'existence d'une relation directe de cause à effet entre ces variables.

Nous avons vu (paragraphe 6.1.5) que la température de l'eau pouvait, sous certaines conditions variables selon les espèces et leur stade de développement, être un facteur qui contrôle la répartition des thons dans l'océan, voire qui limite dans certains cas (valeurs extrêmes, stades larvaires) cette répartition.

A l'échelle de l'océan, la salinité en elle-même ne semble pas jouer un rôle déterminant dans la répartition des thons. Il convient cependant de faire exception de certaines situations particulières et locales dans lesquelles des valeurs extrêmes et anormales de salinité peuvent constituer un facteur limitant; c'est ainsi que dans la baie de Biafra on peut observer de fortes dessalures locales engendrées par le débouché en mer de cours d'eau importants et les mettre en rapport avec la grande rareté des thons dans cette région.

Quant à l'oxygène, la vie et le développement des poissons sont basés sur l'utilisation de cet élément. L'oxygène est présent dans l'eau de mer sous forme dissoute, il est extrait et absorbé par le sang au niveau des branchies, alors que le gaz carbonique y est rejeté. L'oxygène est donc un élément vital pour les poissons en général et pour les thons tout particulièrement en raison de leur métabolisme très élevé. Plusieurs adaptations du système circulatoire des thons au niveau des branchies et des modalités particulières de respiration en rapport avec leur nage donnent à ces espèces une capacité d'extraction de l'oxygène dissous exceptionnellement élevée; cette efficacité dans l'extraction de l'oxygène dissous peut s'élever jusqu'à 90 % (Stevens, 1972), alors qu'elle n'est que de l'ordre de 30 % chez la plupart des autres espèces de téléostéens. On comprend donc l'intérêt qu'il y a à connaître et à comprendre dans quelle mesure les taux d'oxygène dissous rencontrés dans l'Océan peuvent constituer un facteur limitant la survie et donc la répartition des différentes espèces de thons.

Des études de ce type revêtent un caractère essentiellement physiologique et éthologique; elles nécessitent donc par leur nature, et pour tenir compte des contraintes liées à la taille et au comportement pélagique des espèces considérées, d'importants moyens matériels (appareillages divers, bassins d'expérimentation...). Pour ces diverses raisons, ces expériences ont donc essentiellement été réalisées aux Etats Unis et de nombreuses références à ces travaux sont faites dans G.D. Sharp et A.E. Dizon (1978). Pour ne pas faire ici la synthèse détaillée de ces nombreux travaux souvent très spécialisés, nous nous bornerons à mentionner les résultats acquis concernant les besoins en oxygène des trois principales espèces de thons tropicaux (albacore, listao, patudo) et verrons ensuite comment se répartissent les captures de ces espèces en

fonction des concentrations moyennes en oxygène dissous observées dans l'Océan atlantique.

6.1.6.2. Seuils de tolérance de l'albacore, du listao et du patudo

Après que l'on ait mis en évidence le fait que le taux de respiration (consommation d'oxygène) des thons en général est exceptionnellement élevé et de l'ordre de 2 à 10 fois celui d'autres poissons téléostéens dans des conditions d'activité comparables; il convenait de vérifier si certains taux d'oxygène rencontrés en mer pouvaient effectivement constituer un facteur limitant la présence des thons. A cet effet un certain nombre d'expérimentations ont été faites soit sur certains tissus prélevés sur des thons, soit sur des individus vivants, essentiellement des listaos, pour vérifier comment différents taux d'oxygène dissous pouvaient affecter ces tissus ou le comportement et la survie des individus. Parallèlement plusieurs formulations mathématiques ont été proposées pour calculer la consommation en oxygène selon différents niveaux d'activité, et pour diverses espèces de thon et tailles des individus (Gordon, 1968 ; Kitchell et al., 1974; Sharp and Francis, 1976; Neill et al., 1976; Dizon, 1977; Dizon et al., 1977; Sharp, 1978; Brill, 1979; Gooding et al., 1981). De l'ensemble de ces travaux, il ressort comme un fait certain que les trois espèces (albacore, listao et patudo) sont sensibles à des degrés divers aux concentrations d'oxygène dissous inférieures à certains seuils. Cette sensibilité extrême a été directement observée sur des listaos maintenus en captivité (Dizon, 1977; Gooding et al., 1981); on a pu vérifier ainsi que des taux d'oxygène dissous inférieurs à 3,5 mg O₂/l provoquent chez le listao une nage accélérée; cette accélération a été interprétée comme un comportement de fuite à l'égard d'un milieu impropre à une vie normale de l'espèce.

Bien que des observations directes du type de celle décrite ci-dessus, n'aient pu être faites sur les deux autres espèces (albacore et patudo), les taux d'oxygène minimums propres à la survie de ces espèces à diverses tailles ont pu être calculés (Sharp, 1978) et sont mentionnés dans le tableau ci-dessous :

ESPECE	TAILLE (LF en cm)	TOLERANCE LIMITE INFERIEURE DE CONCEN- TRATION EN OXYGENE (ml/O ² /l d'eau)	
Listao (<u>K. pelamis</u>)	50 75	2,45	2,89
Albacore (<u>T. albacares</u>)	50 75	1,49	2,32
Patudo (<u>T. obesus</u>)	50 75	0,52	0,65

6.1.6.3. Taux d'oxygène dissous dans l'Atlantique et répartition des espèces

Sur un plan théorique, si l'on compare les valeurs des seuils de tolérance mentionnés ci-dessus avec les concentrations moyennes en oxygène dissous observées dans l'Atlantique à différentes profondeurs (Merle, 1978), on constate que :

- les taux d'oxygène dissous dans la couche de surface comprise entre 0 et 50 mètres de profondeur (figure 3.12), sont presque toujours supérieurs aux seuils de tolérance des trois espèces. La concentration en oxygène dissous telle qu'elle existe dans l'Atlantique dans cette couche de surface ne constitue donc pas un facteur qui limite la répartition des trois espèces (albacore, listao, patudo) dans cette couche d'eau.

- à partir de 150 mètres on peut observer (figure 6.22) l'existence de deux vastes zones à faible concentration en oxygène ($< 2,4$ ml/l). Ces deux zones sont localisées dans la partie orientale de l'Atlantique et centrées respectivement sur les latitudes comprises entre 6° nord et 16° nord d'une part, et entre 6° sud et 18° sud d'autre part. En théorie donc, dans ces zones et à ces profondeurs, l'albacore devrait être rare, le listao absent, et seul le patudo pourrait y subsister. Quand on considère les couchés d'eau encore plus profondes (figure 3.13), la surface des deux zones "pauvres" en oxygène dissous est de plus en plus étendue au fur et à mesure que la profondeur augmente. Les taux d'oxygène dissous sont de plus en plus faibles jusqu'à 500 mètres de profondeur, profondeur à partir de laquelle ils remontent progressivement.

Sur le plan pratique maintenant, il est intéressant de comparer la localisation des captures des trois espèces avec les considérations théoriques exposées ci-dessus.

Listao : On sait par la répartition des captures des pêcheries thonières de surface (canneurs et senneurs) que cette espèce est essentiellement limitée à la zone intertropicale. L'extension de la répartition de l'espèce dans la couche de surface dans les régions situées plus au nord ou plus au sud serait contrôlée alors par la température plutôt que par les taux d'oxygène dissous (Cayré, 1984). En ce qui concerne la répartition en profondeur de l'espèce, elle est difficile à appréhender même par l'examen des captures palangrières seul engin à exploiter réellement les couches d'eau comprises entre 100 et 300 m de profondeur. En effet, bien que les captures de listao à la palangre existent, notamment dans l'Atlantique central (Pianet et Yanez, 1979), elles sont très rares, car l'espèce est peu recherchée par les pêcheurs utilisant cet engin. Il est cependant clairement démontré que le listao ne peut subsister normalement dans des eaux dont la concentration en oxygène dissous est inférieure à 3 ml/l, même si de très brèves incursions en profondeur notamment dans des eaux à faible teneur en oxygène ont parfois été observées au cours d'expériences de marquage acoustique (Levenez, 1982).

Albacore et patudo : Nous n'insisterons pas sur la répartition de surface de ces espèces en rapport avec la concentration en oxygène. Comme pour le listao, l'oxygène n'atteint jamais dans la couche d'eau considérée (0-50 mètres), des taux inférieurs à ceux correspondant aux seuils de tolérance de ces deux espèces.

L'extension nord et sud de la répartition de l'albacore serait contrôlée par d'autres facteurs, dont notamment la température de l'eau (paragraphe 6.1.5.). Quant au patudo, on sait qu'il est largement répandu jusqu'à des latitudes élevées (45° nord - 45° sud) en raison de sa large tolérance aux basses températures (paragraphe 6.1.5.).

Pour appréhender complètement l'extension de l'habitat de ces deux espèces, on ne peut se limiter à la seule répartition des captures faites par les engins de surface (canne, senne...) dont l'efficacité se limite par définition à la couche d'eau comprise entre la surface et une centaine de mètres de profondeur. En revanche les palangres dont l'utilisation est largement répandue depuis près de trente ans dans l'ensemble de l'Atlantique, y compris dans ses régions centrales, permettent d'exploiter les couches d'eau plus profondes. Deux types de palangre sont utilisés

actuellement dans l'Atlantique pour la capture en profondeur des thons, des makaires et des espadons:

- la palangre dite "classique", seul type de palangre employé dans l'Atlantique jusqu'en 1975, permet d'exploiter la couche d'eau comprise en gros entre 70 et 180 mètres de profondeur

- la palangre dite "profonde", dont l'utilisation a été introduite dans l'Atlantique en 1975 par les pêcheurs japonais, permet d'exploiter la couche d'eau comprise entre 70 et 300 mètres de profondeur (Suzuki and Kume, 1982).

L'examen de la répartition géographique des rendements en albacore et en patudo réalisés de 1956 à 1983 par les palangriers (figures 6.23 et 6.24) amène à constater un certain nombre de différences fondamentales dans la répartition des deux espèces:

- les captures d'albacore sont essentiellement limitées aux zones équatoriale et sub-équatoriale

- celles de patudo, bien que l'on en observe aussi dans la région équatoriale, sont particulièrement importantes dans deux régions situées dans la partie orientale de l'Atlantique respectivement au large du Sénégal (entre 10° nord et 20° nord) et au large de l'Angola (entre 10° sud et 20° sud).

Par ailleurs, selon un certain nombre d'observations (pêches expérimentales) faites essentiellement dans les zones où le patudo est en abondance (Atlantique oriental nord-est), il semble aussi exister une différence notable dans la répartition bathymétrique des deux espèces:

- l'albacore devient de plus en plus rare au fur et à mesure que la profondeur augmente; il est quasiment absent au delà de 200 mètres de profondeur

- à l'inverse la densité de patudos augmente avec la profondeur, et devient maximale entre 200 et 300 mètres de profondeur.

Cette observation a été faite empiriquement dès les années 1975, par les pêcheurs japonais qui visent préférentiellement la capture du patudo, espèce beaucoup plus appréciée que l'albacore sur le marché japonais. C'est en effet vers les années 1975-1976 que les pêcheurs japonais ont commencé à utiliser la palangre profonde dans l'Atlantique. Comme nous l'avons mentionné plus haut, cet engin permet de pêcher jusqu'à environ 300 mètres de profondeur, au lieu des 180 mètres atteints par les palangres classiques (Suzuki and Kume, 1982), et donc d'exploiter préférentiellement le patudo.

Si l'on rapproche ces différentes observations, de la répartition des taux d'oxygène dissous d'une part, et de la valeur des seuils de tolérance respectifs des deux espèces à ce taux d'oxygène dissous d'autre part, l'hypothèse selon laquelle l'oxygène serait un facteur limitant la répartition des thons semble découler logiquement. En effet les captures palangrières de l'albacore, espèce dont le seuil inférieur de tolérance vis à vis de l'oxygène est d'environ 2 ml/l, sont essentiellement limitées aux zones dans lesquelles le taux d'oxygène dissous est supérieur à cette valeur et notamment à la région équatoriale où la concentration en oxygène dissous est maximale (figures 6.22 et 6.23). A l'inverse les patudos, moins sensibles aux faibles taux d'oxygène (seuil inférieur de tolérance égal à 0,5 ml/l), s'ils sont bien présents dans les "zones à albacore" se trouvent en abondance maximale dans les régions situées au large du Sénégal et de l'Angola où l'on observe des taux d'oxygène dissous minimums (figures 6.22 et 6.24). Un phénomène similaire peut expliquer les différences observées dans l'extension en profondeur des deux espèces; en effet le patudo déjà abondant dans les zones pauvres en oxygène (Sénégal et Angola) voit cette abondance augmenter avec la profondeur et la diminution corrélative du taux d'oxygène dissous.

Cette abondance maximale du patudo dans les zones à faible concentration en oxygène dissous pourrait s'expliquer en première analyse par l'hypothèse selon laquelle les patudos et certains poissons porte-épée

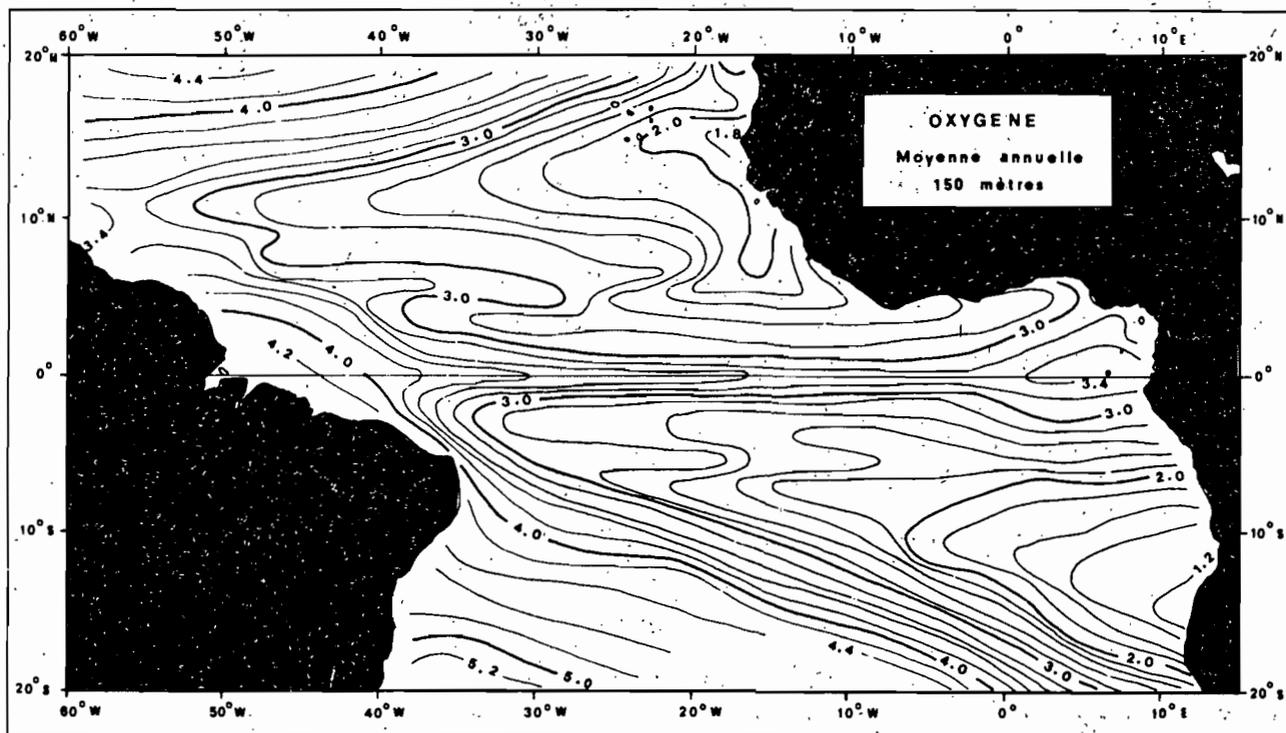


Figure 6.22 Répartition moyenne annuelle des taux d'oxygène dissous (ml/l) dans l'Atlantique à 150 mètres de profondeur. On remarque que le taux maximum relatif se situe dans la région équatoriale alors que les zones de concentration minimale se trouvent au large des côtes du Sénégal et de la Guinée d'une part et de celles de l'Angola d'autre part (d'après Merle, 1978). A titre de comparaison, on se reportera aux figures 3.12 et 3.13 où est représentée la répartition du taux d'oxygène à 50 m et 200 m de profondeur.

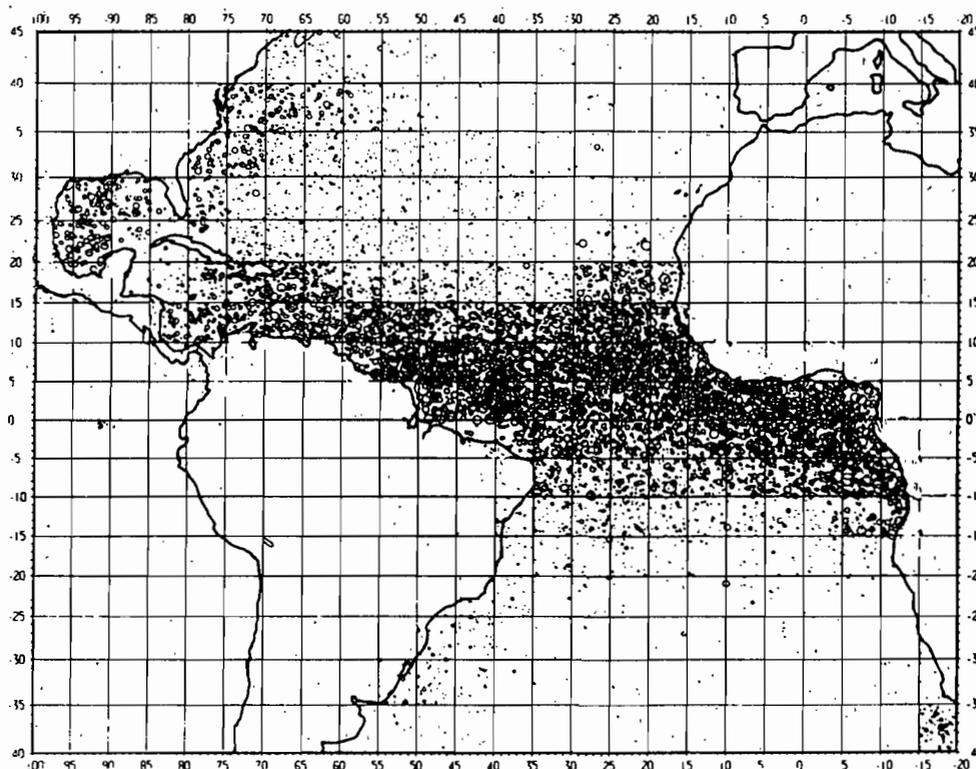


Figure 6.23 Cartographie de l'abondance en albacore estimée par les prises par unité d'effort (ou rendements) des palangriers ayant opéré dans l'Atlantique de 1956 à 1980.

étant parmi les rares espèces à pouvoir supporter ces basses concentrations en oxygène, ne se trouvent donc pas en compétition avec d'autres espèces pour coloniser ces régions de l'océan pauvres en oxygène dissous. Comme semblent le montrer des expériences de marquage acoustique (Carey and Robinson, 1981), l'espadon (Xiphias gladius) serait capable, comme le patudo, de se maintenir pendant de longues périodes de temps dans un milieu à faible concentration en oxygène dissous. A cet égard la relative similitude de la répartition des rendements palangriers en patudo (figure 6.24) et de celle des rendements en espadon, Xiphias gladius (figure 6.25), notamment dans les zones à faible concentration en oxygène dissous, semble supporter cette hypothèse.

6.1.6.4. Conclusion

La mise en évidence de seuils de tolérance à la concentration en oxygène dissous propres aux trois espèces (albacore, listao, patudo) et l'existence dans l'Atlantique de concentrations en oxygène parfois inférieures à ces seuils, semblent indiquer que l'oxygène dissous est bien un facteur qui peut limiter directement l'habitat des thons. Les observations empiriques faites au moyen de la répartition des captures confirment d'ailleurs en grande partie les théories déduites d'expérimentations en laboratoire. Il convient cependant de garder à l'esprit que les seuils de tolérance évoqués, ne constituent pas une barrière absolue au passage des espèces considérées; comme l'on montré des expériences de marquage acoustique, des incursions de courte durée dans un milieu en théorie impropre à la survie des individus sont tout à fait possibles. Par ailleurs si la teneur en oxygène constitue bien dans certains cas le facteur limitant l'habitat, il faut aussi souvent invoquer, comme nous l'avons vu, d'autres facteurs pour expliquer les limites de cet habitat. L'habitat, ou la niche écologique occupée par une espèce, est en fait déterminé par une combinaison complexe de multiples facteurs abiotiques (température, oxygène etc...) et de facteurs biologiques (disponibilité en nourriture, compétition avec d'autres espèces...).

Enfin, en ce qui concerne l'oxygène seul, de nombreux points restent encore à étudier, tel celui de savoir si ce qui importe pour un poisson c'est la concentration absolue en oxygène du milieu ou bien le taux d'oxygène dissous par rapport à la valeur théorique de la dissolution de ce gaz à saturation; cette dernière valeur dépend notamment étroitement de la température en y étant inversement proportionnelle. Par ailleurs, il est probable que les besoins en oxygène varient avec la concentration du sang en hématies et donc selon de multiples paramètres susceptibles de faire varier cette concentration (température, salinité, sexe, stade de développement sexuel, croissance...).

6.1.7. Associations des bancs de thons avec d'autres grands animaux pélagiques ou divers objets flottants

6.1.7.1. Introduction

Les pêches de thonidés associés à un "système" constitué, soit par un ou plusieurs animaux pélagiques, soit par des épaves flottantes, sont connues depuis longtemps.

Dans l'océan Pacifique oriental, la pêche des thons se fait le plus fréquemment sur les bancs associés à des dauphins (Sund et al., 1981). Dans l'océan Pacifique occidental (Sacchi, 1986) ainsi que dans l'océan Indien, la pêche de thonidés se fait très fréquemment à l'aide d'épaves flottantes rencontrées fortuitement ou placées intentionnellement.

Dans l'Atlantique tropical cette forme de pêche, sans être aussi fréquente que dans le Pacifique, est aussi mise à profit dans une moindre mesure (environ 38 %, tableau 6.14) depuis une quinzaine d'années au moins

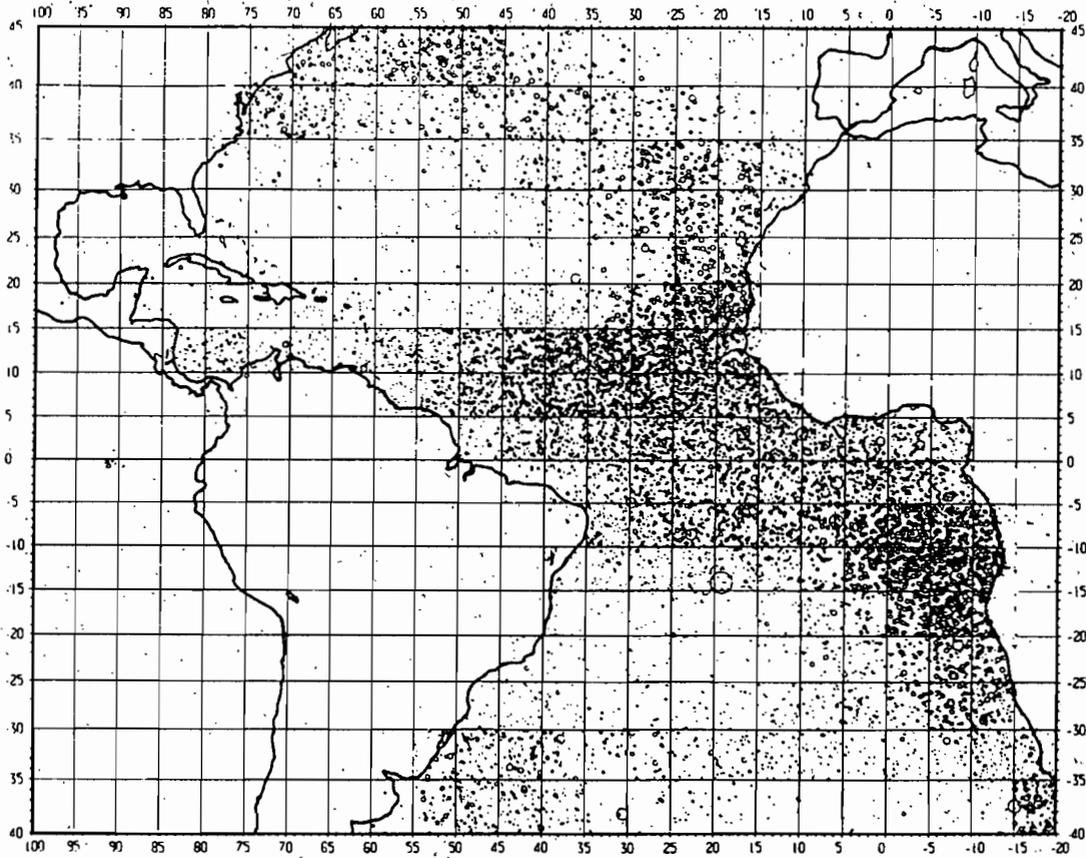


Figure 6.24 Cartographie de l'abondance en patudo estimée par les prises par unité d'effort (ou rendements) des palangriers ayant opéré dans l'Atlantique de 1956 à 1980.

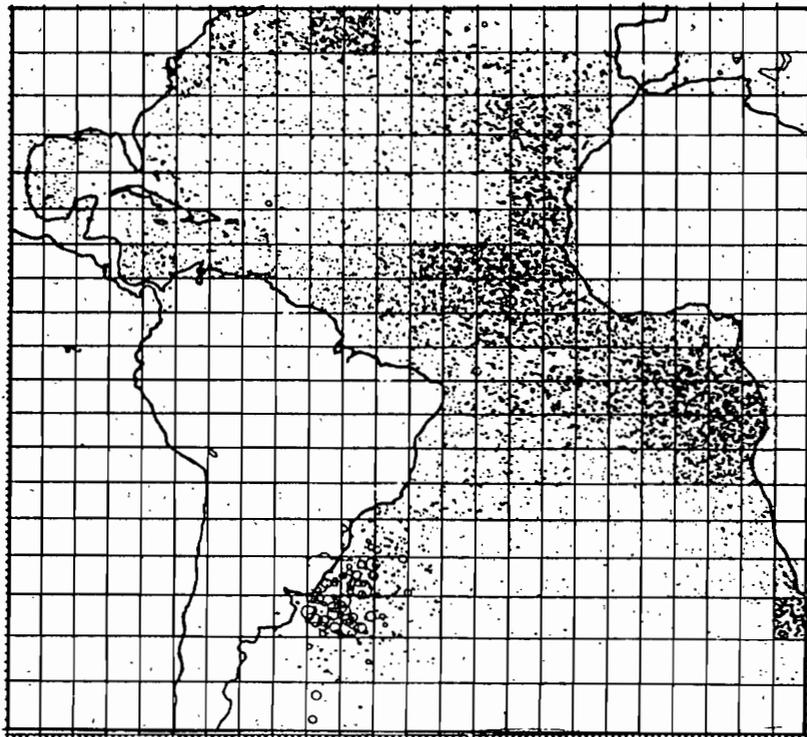


Figure 6.25 Cartographie de l'abondance en espadon (*Xiphias gladius*) estimée par les prises par unité d'effort (ou rendements) des palangriers ayant opéré dans l'Atlantique de 1956 à 1983.

(Bard et al., 1985); les senneurs pêchent ainsi parfois des bancs de thons associés à des requins baleines, des dauphins et des baleines, ou à des épaves flottantes, (qu'il convient de dénommer "dispositif concentrateur de poisson": DCP), ou encore à des "charognes" ou cadavres de mammifères marins (baleine, cachalot etc..) ou au thonier lui-même.

Les DCP sont des bois flottés (billes de bois, troncs d'arbre) ou même de simples amas d'herbes arrachées aux rives des fleuves pendant les crues; ce type de DCP est appelé "tas de paille" par les pêcheurs français. Les DCP peuvent être aussi des aussières, de vieux flotteurs de filets, des cageots ou des débris divers.

6.1.7.2. Données et méthodes d'analyse

A partir des informations recueillies de 1976 à 1982 sur les livres de bord des thoniers de la flottille FIS (flottille française, ivoirienne et sénégalaise) débarquant dans le port d'Abidjan, nous avons codé pour certains navires tous les coups de senne effectués au cours d'une marée en sélectionnant ces marées selon le sérieux avec lequel le capitaine remplit son livre de bord. Ce fichier ne contient pas les débarquements effectués au port de Dakar (27 % des captures de la période). Les pêches effectuées dans la zone nord sont donc en général mal échantillonnées. Si l'on considère les captures réalisées par la flottille FIS de 1976 à 1982, notre échantillon représente 36.3 % des prises d'albacore, 38.1 % des prises de listao et 42.4 % des prises de patudo (tableau. 6.13).

Pour chacun des coups de senne, nous avons enregistré les paramètres concernant la pêche proprement dite (espèce, tonnage et taille du poisson pêché), ainsi que les paramètres écologiques (systèmes et/ou espèces associés au coup de senne), océanographiques (température de surface, vitesse et direction du courant et la couleur de l'eau) et météorologiques classiques (vitesse et direction du vent, l'état du ciel et de la mer).

Les informations utilisées résultent donc uniquement des estimations faites par les capitaines. Les échantillonnages spécifiques réalisés lors des débarquements ont montré que si la composition spécifique et le volume estimé des prises de gros individus consignés par les patrons de pêche dans leurs livres de bord étaient en général corrects, la composition spécifique estimée pour les petits thons était en revanche le plus souvent biaisée.

Ce problème est analysé au paragraphe 8.1.3. Ces biais tendent à confondre les petits albacores et les petits patudos sous l'appellation commerciale "listaos". De ce fait la notion de bancs purs de listaos ou de petits albacores qui sera évoquée dans la suite de ce paragraphe est en général douteuse et les conclusions sur ces bancs devront être interprétées avec prudence. Le patudo en particulier qui correspond à environ 6.7 % des captures des senneurs (1979-1982) n'est pas considéré dans la présente étude du fait de sa rareté dans les déclarations de prises.

Dans le même ordre d'idées, on comprend que l'identification de la composition spécifique d'une calée nulle soit encore plus aléatoire; en effet, cette calée a été ratée et aucun des poissons qui composaient le banc que le bateau a essayé de capturer n'a pu être réellement observé sur le pont. La composition spécifique de ces calées nulles n'est donc qu'estimée d'après les poissons dont le patron de pêche a cru reconnaître l'espèce lorsque ceux-ci étaient visibles à la surface de l'eau.

Tout en gardant à l'esprit ces sérieux problèmes, pour chaque type de bancs codé dans les livres de bord, ont été analysées la fréquence des calées nulles et les prises par calées en fonction de la zone de pêche.

6.1.7.3. Fréquence des bancs libres et associés

Dans notre fichier, 62 % des bancs de thons exploités par les thoniers étaient des bancs libres et 38 % des bancs associés à des systèmes agrégatifs (figure 6.26 et tableau 6.14). La fréquence observée d'associations des différents types de bancs (i.e. albacore, albacore+listao et listao) avec les divers systèmes est donnée au tableau 6.15 et représentée à la figure 6.27. La fréquence des calées positives et nulles pour les bancs libres et pour les bancs associés, est donnée au tableau 6.15 pour les divers types d'associations observés.

6.1.7.4. Thons et animaux pélagiques

(a) Association avec des requins baleines

La présence d'un requin baleine (ou de plusieurs comme cela s'est déjà produit) va agir de façon différente suivant qu'il sera associé avec du listao ou avec de l'albacore (Stretta et Slepoukha, 1986a). Au niveau global, 8% des coups de senne sont effectués en présence d'un requin baleine (tableau 6.14 et figure 6.26). Les pourcentages d'occurrence de chaque type de banc de thonidés pêché avec des requins baleines sont présentés dans le tableau 6.15 et la figure 6.27; l'on note une différence entre les bancs monospécifiques et les bancs mixtes d'albacores et de listaos.

Si l'on compare le taux de réussite des calées sur bancs libres et sur bancs pêchés en présence d'un requin baleine, la présence de ce dernier, n'a aucun effet sur la réussite de la calée quand le banc pêché est composé uniquement de "listaos". En revanche, pour les bancs d'albacores "purs", en présence d'un requin baleine le taux de coups nuls est plus élevé et la prise moyenne par calée inférieure (tableau 6.15). Pour les bancs mixtes d'albacore et de listao, le taux de coups nuls baisse par rapport à un banc libre alors que la prise moyenne par calée est peu différente (tableau 6.15). Les prises par classes de taille des calées montrent une prépondérance de calées de petites tailles (figures 6.28, 6.29 et 6.30).

La région hydrologique où un cinquième des calées se font en association avec un requin baleine est la région dénommée "cap Lopez" (tableau 6.16 et figure 7.1), alors que ces calées sont rares dans d'autres zones hydrologiquement comparables.

(b) Association avec des dauphins

La pêche de thons associés à des dauphins est loin d'avoir l'ampleur qu'a ce type de pêche dans le Pacifique oriental. Sund et al., (1981) dans leur synthèse sur l'environnement des thons dans le Pacifique central qualifient de vital pour le succès des pêches la présence simultanée de thons et de dauphins. En Atlantique, seulement 1% des bancs de thons de l'échantillon sont pêchés avec des dauphins (tableau 6.14 et figure 6.26); les pourcentages d'occurrence pour chaque type de banc de thonidés pêchés avec des dauphins sont très faibles (tableau 6.15 et figure 6.27). Ces chiffres sont à rapprocher de ceux relevés par Levenez et al., (1980) pour la période 1976-1979. D'après Stretta et Slepoukha (1986a), les dauphins n'ont pas d'influence significative sur la réussite de la calée quand ils sont associés avec des bancs mixtes, toutefois, la prise moyenne par calée augmente de façon sensible (tableau 6.15 et figure 6.29). Il n'en est pas de même pour les pêches de bancs de "listaos" où le taux de coups nuls devient deux fois plus important que pour un banc libre; la prise moyenne par calée s'élève à 4.4 t (contre 11.8 t pour un banc libre). Pour les bancs d'"albacore", le taux de coup nul augmente également (tableau 6.15 et figures 6.28 et 6.30), alors que la prise par calée reste sensiblement la même.

Tableau 6.13 Comparaison entre les tonnages pêchés (milliers de tonnes) par les senneurs de la flottille FIS de 1976 à 1982 et les tonnages pêchés par les senneurs échantillonnés.

ESPECES		1976	1977	1978	1979	1980	1981	1982	TOTAL
ALBACORE	Tonnage pêché	50.5	47.9	53.7	48.9	49.9	51.7	43.4	346.0
	Tonnage échantillonné	7.6	15.6	21.3	17.1	26.0	20.6	17.4	125.6
	Pourcentage échantillonné	15.0%	32.6%	39.7%	35.0%	52.1%	39.8%	40.1%	36.3%
LISTAO	Tonnage pêché	16.3	30.9	24.8	17.5	24.1	33.4	33.0	180.0
	Tonnage échantillonné	3.5	11.5	9.3	5.4	15.2	11.5	12.1	68.5
	Pourcentage échantillonné	21.5%	37.2%	37.5%	30.9%	63.1%	34.4%	36.7%	38.1%
PATUDO	Tonnage pêché	0.7	2.2	1.5	1.4	1.1	0.8	1.5	9.2
	Tonnage échantillonné	0.2	0.8	0.6	0.5	0.8	0.4	0.6	3.9
	Pourcentage échantillonné	28.6%	36.4%	40.0%	35.7%	72.7%	50.0%	40.0%	42.4%

Tableau 6.14 Nombre de calées totales, nombre de calées positives et nulles, pourcentages de calées nulles et pourcentages d'occurrence sur bancs libres et bancs associés à des DCP et à des animaux marins pour toutes espèces confondues.

ESPECES	LIBELLES PARAMETRES	BANCS LIBRES	BANCS ASSOCIES AVEC:						TOTAL
			REQUIN BALEINE	DAUPHIN	BALEINE	DCP	CHAROGNE	THONIER	
BANCS DE THONIDES	Nbr.calées	6655	869	146	856	1813	65	298	10702
	Calées >0	4972	703	89	655	1723	64	280	8486
	Calées <0	1683	166	57	201	90	1	18	2216
	% cal.nul.	25.29%	19.10%	39.04%	23.48%	4.96%	1.54%	6.04%	20.71%
	% occur.	62.18%	8.12%	1.36%	8.00%	16.94%	0.61%	2.78%	

Nbr.calées = Nombre de calées totales.
 Calées >0 = Nombre de calées positives.
 Calées <0 = Nombre de calées nulles.
 % cal.nul. = Pourcentage de calées nulles.
 % occur. = Pourcentage d'occurrence.

Tableau 6.15. Nombre de calées totales, nombre de calées positives et nulles, prises moyennes par calées, pourcentages de calées nulles et pourcentages d'occurrence sur bancs libres et bancs associés à des DCP et à des animaux marins. (ns: non significatif).

ESPECES	LIBELLES PARAMETRES	BANCS LIBRES	BANCS ASSOCIES AVEC:						TOTAL
			REQUIN BALEINE	DAUPHIN	BALEINE	DCP	CHAROGNE	THONIER	
"LISTAO"	Nbr.calées	1676	118	34	109	390	32	71	2430
	Calées >0	1169	88	24	86	367	32	67	1833
	Calées <0	507	30	10	23	23	0	4	597
	P.moy.cal.	11.8 t	9.9 t	4.4 t	15.2 t	18.0 t	31.4 t	18.3 t	
	% cal.nul.	30.25%	25.42%	70.59%	21.10%	5.90%	0.00%	5.63%	24.56%
	% occur.	68.97%	4.86%	1.40%	4.48%	16.05%	1.31%	2.92%	
LISTAO + ALBACORE	Nbr.calées	1435	491	30	259	1070	27	163	3475
	Calées >0	1238	457	28	240	1064	27	160	3214
	Calées <0	197	34	2	19	6	0	3	261
	P.moy.cal.	25.2 t	21.2 t	31.7 t	29.5 t	24.9 t	27.8 t	23.3 t	
	% cal.nul.	13.73%	6.92%	6.67%	7.34%	0.64%	0.00%	1.84%	7.51%
	% occur.	41.29%	14.13%	0.86%	7.45%	30.80%	0.77%	4.69%	
"ALBACORE"	Nbr.calées	3393	234	80	460	318	3	49	4537
	Calées >0	2444	136	49	301	259	2	40	3231
	Calées <0	949	98	31	159	59	1	9	1306
	P.moy.cal.	30.5 t	9.9 t	22.5 t	29.3 t	8.7 t	ns	9.3 t	
	% cal.nul.	27.97%	41.88%	38.75%	34.57%	18.55%	ns	18.37%	28.78%
	% occur.	74.78%	5.15%	1.76%	10.13%	7.01%	0.06%	1.08%	

Nbr.calées = Nombre de calées totales.
 Calées >0 = Nombre de calées positives.
 Calées <0 = Nombre de calées nulles.
 P.moy.cal. = Prise moyenne par calée en tonnes.
 % cal.nul. = Pourcentage de calées nulles.
 % occur. = Pourcentage d'occurrence.

Tableau 6.16 Nombre total de calées (positives et négatives) et pourcentages d'occurrence sur bancs libres et bancs associés à des DCP ou à des animaux marins dans les différentes régions hydrologiques en Atlantique.

REGIONS HYDROLOGIQUES	BANC LIBRE	BANCS ASSOCIES AVEC:						TOTAL
		REQUIN BALEINE	DAUPHIN	BALEINE	DCP	CHAROGNE	THONIER	
SENEGAL	303 70.8%	10 2.3%	20 4.7%	62 14.5%	19 4.4%	0 0.0%	14 3.3%	428
SHERBRD	1277 66.5%	6 0.3%	49 2.5%	136 7.1%	353 18.4%	25 1.3%	74 3.8%	1920
GHANA	1081 65.3%	7 0.4%	34 2.1%	159 9.6%	299 18.1%	10 0.6%	65 3.9%	1655
CAP LOPEZ	1613 45.2%	747 20.9%	16 0.4%	274 7.7%	840 23.5%	2 nc	73 2.0%	3565
EQUATEUR	2271 77.4%	82 2.8%	27 0.9%	218 7.4%	254 8.7%	20 0.7%	62 2.1%	2932

Valeur première ligne: Nombre de calées.

Valeur deuxième ligne: Pourcentage d'occurrence.

Les prises par classe de taille des calées présentent pour les bancs d'"albacore" purs et les bancs mixtes, une proportion non négligeable (respectivement 2.5% et 10.0%) de calées d'un tonnage supérieur à 100 tonnes (figures 6.28, 6.29 et 6.30). Dans ces calées, seuls les albacores d'un poids égal ou supérieur à 30 kg sont représentés.

Les pêches de thonidés associés à des dauphins sont très inégalement réparties. Dans la zone "Sénégal" (figure 7.1), près de 5% des pêches se font avec ce genre d'association, alors que dans la région "cap Lopez" et "Equateur", moins de 1% des pêches se font sur ce type d'association (tableau 6.16 et figure 6.31). Tous ces résultats sont à considérer avec prudence, du fait du nombre restreint d'observations de calées associées à des dauphins.

(c) Association avec des "baleines"

Le terme "baleine" employé par les pêcheurs, est un terme générique et il inclut les baleines, les cachalots et plus rarement les orques. Comme pour les pêches de thonidés associés avec des requins baleines, à un niveau global, environ 8 % des bancs de thons de l'échantillon sont pêchés en association avec des baleines (tableau 6.14 et figure 6.26). Les pourcentages d'occurrence de ce type d'association montrent que les bancs d'"albacores" sont deux fois plus fréquent que les bancs de "listaos" (tableau 6.15 et figure 6.27).

En présence d'une baleine, le taux de calée nulle est voisin de celui d'un banc libre pour les pêches de "listao", alors qu'il est différent pour des pêches de bancs mixtes et de bancs d'"albacores" (Stretta et Slepoukha, 1986a). Pour ce dernier type de banc, le taux de coups nuls est double en présence d'une baleine (tableau 6.15). En revanche, les prises par calée sont peu différentes pour les trois types de bancs, qu'ils soient libres ou associés à une "baleine" (figures 6.28, 6.29 et 6.30).

Dans la zone "Sénégal" (figure 7.1) près de 15% des pêches de thonidés de l'échantillon sont associés à des baleines alors que dans les autres zones hydrologiques, ce type d'association ne représente que 7 à 9 % des calées (tableau 6.16 et figure 6.31). On notera cependant que les prises dans ce secteur sont mal représentées dans l'échantillon.

6.1.7.5. Thons et épaves naturelles

(a) Association avec des Dispositifs Concentrateurs de Poissons

Les pourcentages des pêches de thonidés associés avec des Dispositifs Concentrateurs de Poissons (DCP) par rapport aux pêches totales par zone de 2° de latitude par 5° de longitude sont présentés sur les figures 6.32 a et b. On note une prépondérance des coups de senne sur DCP naturels dans les zones comprises entre 5 et 10° est et entre 2° nord et 4° sud. Ceci est à relier au fait que dans ces régions, se jettent le fleuve Congo au sud et les nombreuses rivières gabonaises. Sur les figures 6.32 a et b, on note également que dans les zones au large du Liberia, la proportion des pêches sur DCP naturel est supérieure à 40% près de la côte. On peut relever également qu'au large dans la zone "Equateur" (figure 7.1), et dans la région "Sénégal" bordée par des terres arides, la fréquence de DCP est faible (tableau 6.16 et figure 6.32).

En Atlantique tropical oriental, près de 20% des coups de senne (tableau 6.14 et figure 6.26) et des tonnages pêchés qui constituent l'échantillon ont été réalisés grâce à des DCP naturels (Bard et al., 1985; Stretta et Slepoukha, 1986a). L'"albacore" et le "listao", ne s'associent pas de la même façon sous ou à proximité d'un DCP. Le lien avec l'objet flottant apparaît beaucoup plus fort pour les "listaos" (associés en bancs mixtes avec des petits albacores et des petits patudos) que pour les "albacores" (tableau 6.15). C'est cet ensemble de thons de petites tailles (de 1.5 à 10 kg) que l'on trouve le plus souvent associé à des DCP. Par

POURCENTAGE D'OCCURENCE
DES BANCS LIBRES ET DES BANCS ASSOCIES
TOUTES ESPECES CONFONDUES

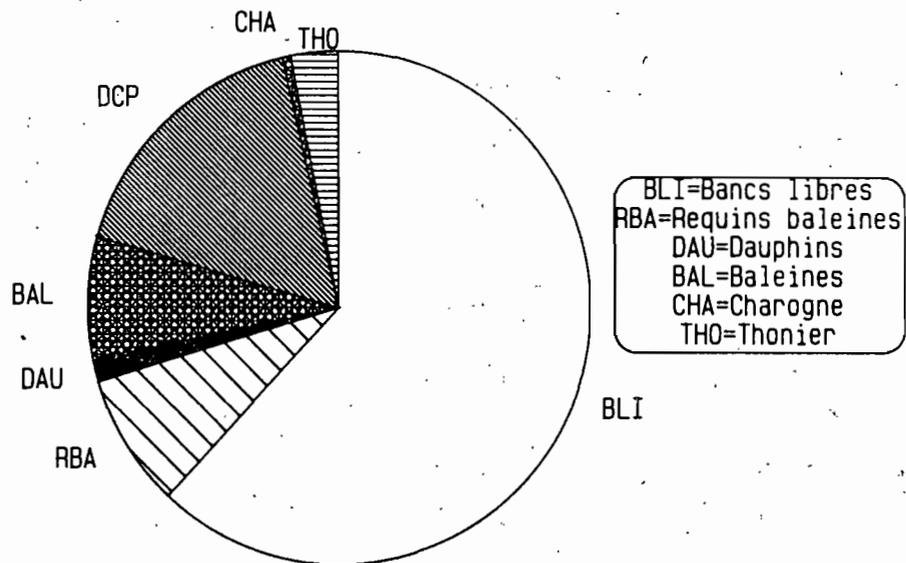
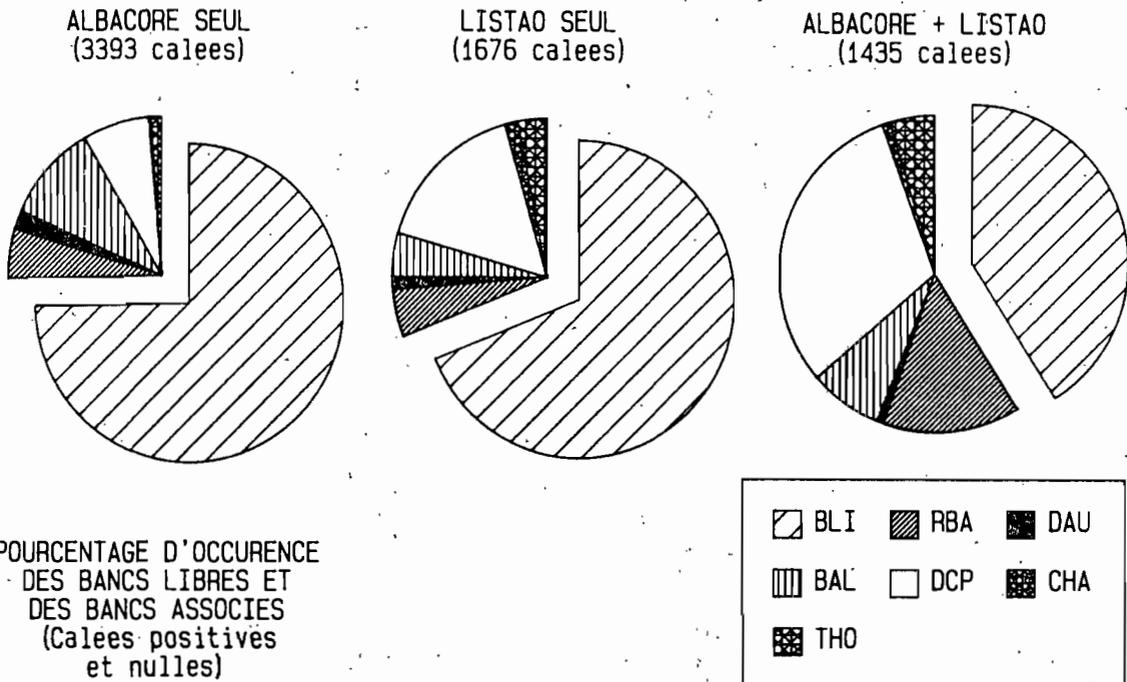


Figure 6.26 Pourcentages d'occurrence des bancs libres et des bancs associés (toutes espèces confondues).



POURCENTAGE D'OCCURENCE
DES BANCS LIBRES ET
DES BANCS ASSOCIES
(Cales positives
et nulles)

Figure 6.27 Pourcentages d'occurrence des bancs libres et des bancs associés (par type de bancs).

ailleurs, dans les zones actuellement exploitées dans l'océan Indien par les senneurs, l'association des gros albacores avec un DCP semble plus fréquente (Marsac, communication personnelle). Pour l'Atlantique, en analysant les prises au niveau des tonnages moyens par calée positive, on constate que pour un banc de "listao", la prise moyenne par calée en présence d'un DCP s'élève à 18 tonnes, contre moins de 12 tonnes par calée sans DCP. Pour des bancs mixtes d'albacore et de listao, la prise moyenne par calée est très voisine de 25 tonnes, que les bancs soient libres ou associés à un DCP. Pour les bancs d'albacore la prise moyenne par calée s'élève à 8.7 tonnes pour un banc associé à un DCP et à 30.5 tonnes pour un banc sans DCP.

Par ailleurs, les DCP sont activement recherchés par les patrons de thoniers en raison du faible taux de calées nulles qu'ils réalisent grâce à eux. Dans le tableau 6.15 nous présentons les différents taux de coup nul rencontrés en présence d'un DCP en fonction des trois types de bancs. Pour un banc de "listao", le taux de coup nul dans l'échantillon, inférieur à 6 %, est statistiquement plus faible que celui de 30 % observé pour les bancs libres. En revanche pour les bancs d'albacore, le taux de calée nulle n'est pas statistiquement différent de celui des bancs libres. Enfin pour les bancs mixtes, le taux de calée nulle inférieur à 1 %, est bien inférieur aux 14 % observés pour les bancs libres. Le faible taux de calées nulles présentes dans l'échantillon pourrait en fait résulter d'un biais statistique. Après discussion avec les patrons de thoniers, ces derniers situeraient le taux de calée nulle pour un banc mixte associé à un DCP, non pas à 0.6 %, mais aux environs de 3 %.

En ce qui concerne les prises par classe de taille de la calée, on peut noter pour les bancs d'albacores la présence d'un pic qui correspond à des calées de 1 à 10 tonnes (figure 6.30).

(b) Association avec des "charognes"

Il est un type de pêche particulièrement spectaculaire à savoir des pêches de thonidés en présence d'un cadavre de baleine ou de cachalot, ou "charogne", dérivant en surface. La rencontre d'une charogne est rare: moins de 1% des prises est réalisé avec ce type d'association (tableau 6.14 et figure 6.26). Nous présentons dans le tableau 6.15 et la figure 6.27 les pourcentages d'occurrence de ce type d'association pour les différents types de bancs.

A titre indicatif, nous mentionnons le fait qu'en présence d'une "charogne", le taux de calée nulle pour les différents types de bancs de thons, est proche ou égal à zéro (tableau 6.15). Les plus fortes prises par calée réalisées par la flottille FIS, l'ont été sur des charognes et des prises par calée de plus de 200 tonnes sont encore dans les mémoires. Quant aux prises par classe de taille des calées, on peut noter que les bancs de "listaos", plus de 70 % des calées, sont d'un tonnage moyen supérieur à 20 tonnes (figure 6.28).

En plus d'un faible taux de coups nuls et d'une prise par calée importante, le thonier restera généralement près de "son épave" et larguera sa senne tous les matins plusieurs jours de suite jusqu'à la décomposition complète de la carcasse. Ce genre de pêche sur une "charogne", met en évidence un point fondamental: la taille des bancs pêchés successivement décroît nettement avec la séquence des coups de senne (figure 6.33). Selon Bard *et al.*, (1985), le fait qu'une épave recèle ou ne recèle pas de thons, ne dépend que de la probabilité de rencontre entre cette épave et un banc passant à proximité. Une épave "épuiserait" en quelque sorte les bancs présents dans son voisinage. Ces auteurs posent la question de savoir si un objet flottant possède une sorte de "rayon d'action" qui, en fonction de la densité et de la taille des bancs de thons dans la zone, déterminerait le pouvoir d'attraction réel de l'objet en question.

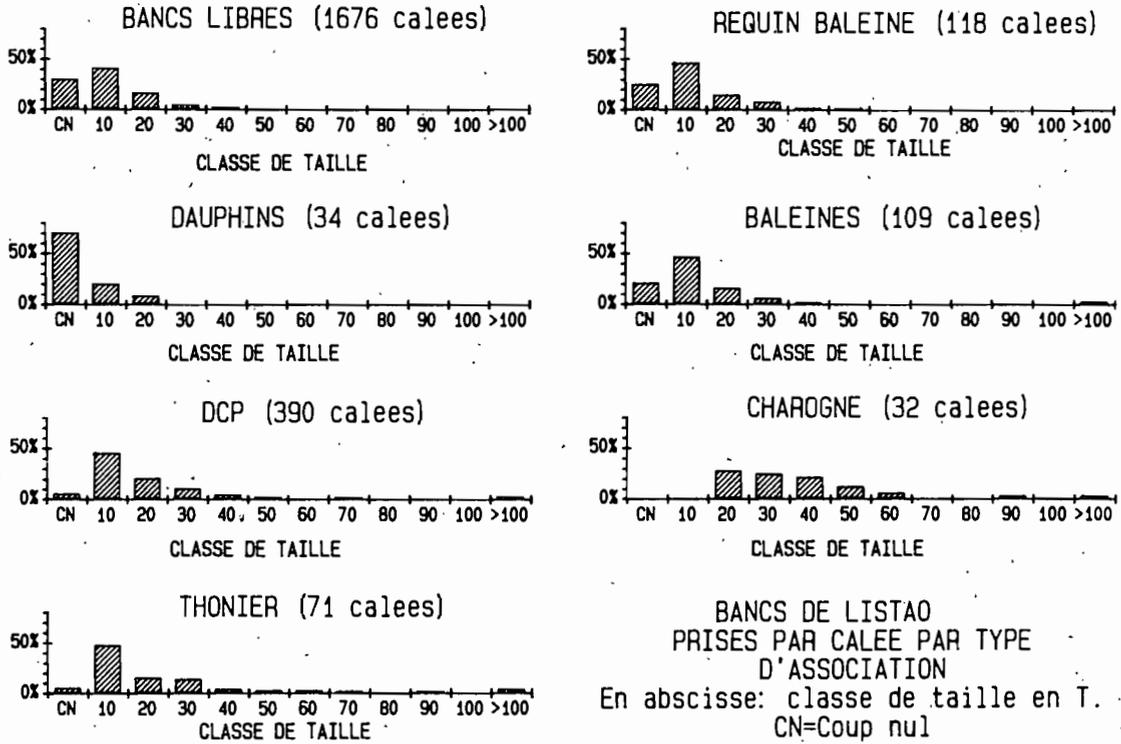


Figure 6.28 Bancs de listaos purs. Prises par calée et par type d'association.

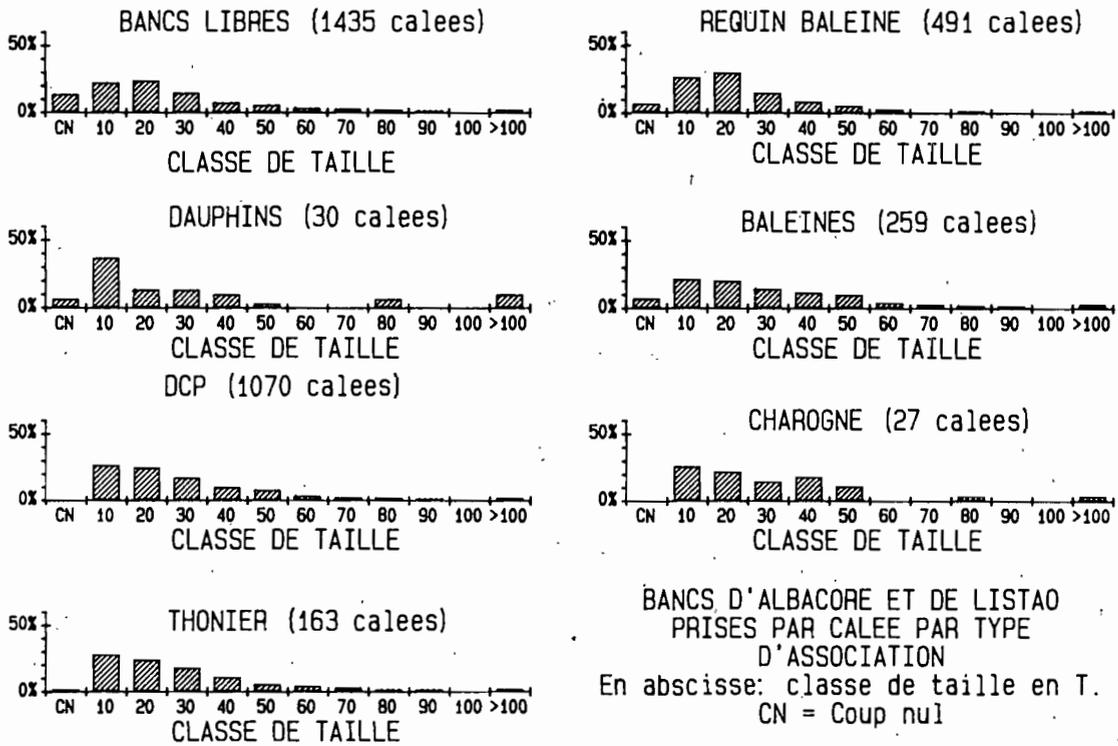


Figure 6.29 Bancs mixtes d'albacores et de listaos. Prises par calée et par type d'association.

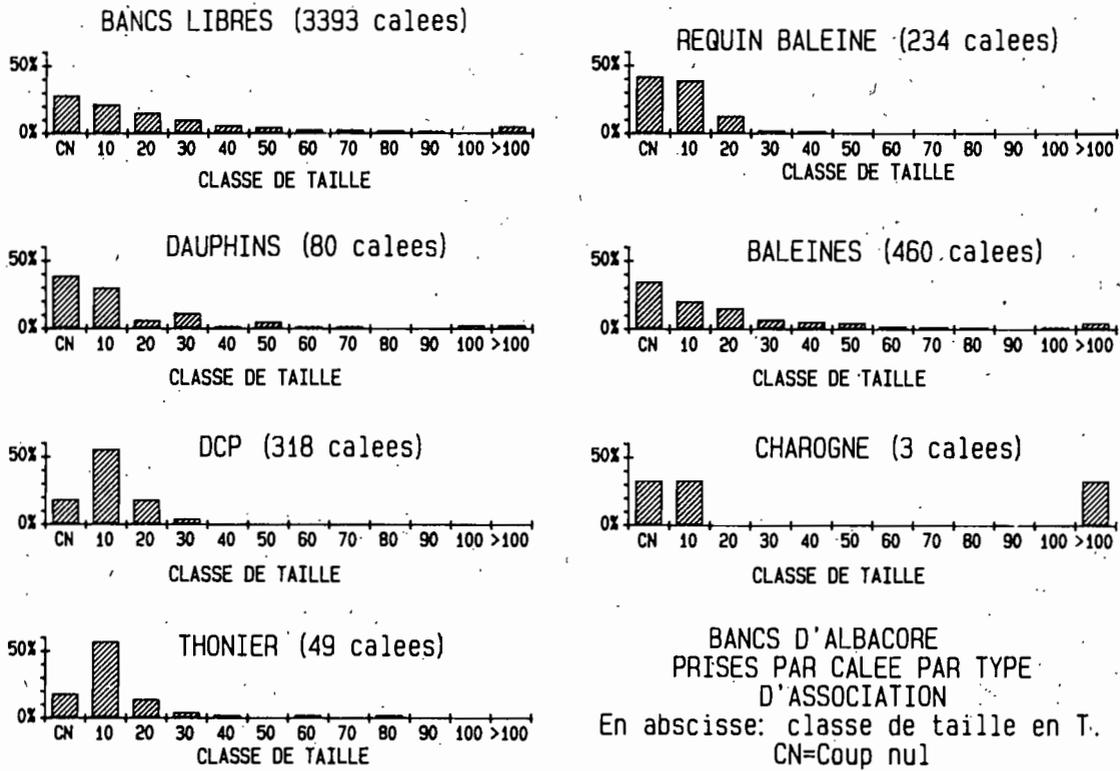


Figure 6.30 Bancs d'albacores purs. Prises par calée et par type s'association.

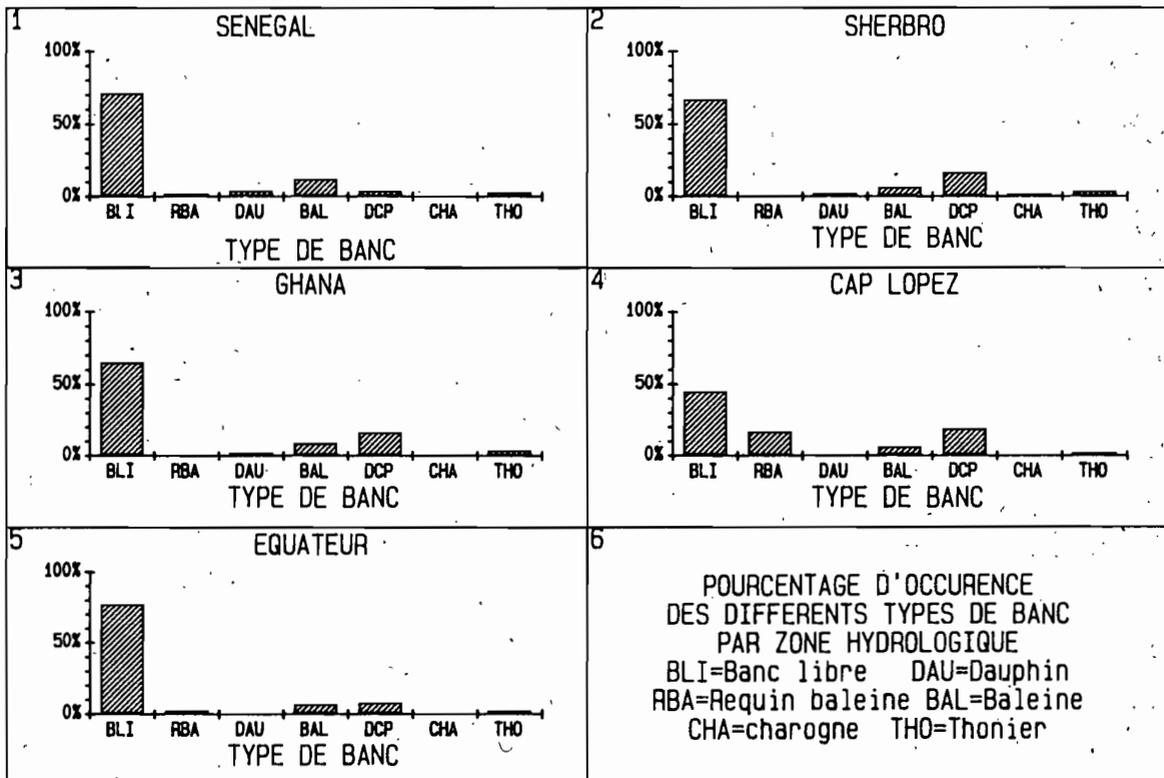


Figure 6.31 Pourcentages d'occurrence des différents types de bancs par zone hydrologique.

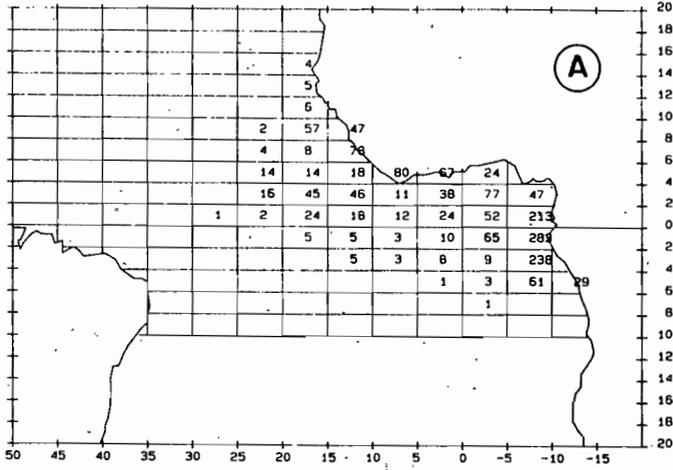


Figure 6.32

- a) localisation des épaves dans l'océan Atlantique tropical oriental (en nombre)
- b) rapport Pêches avec DCP/Pêches totales par zone de 2° de latitude par 5° de longitude (en pourcentage).

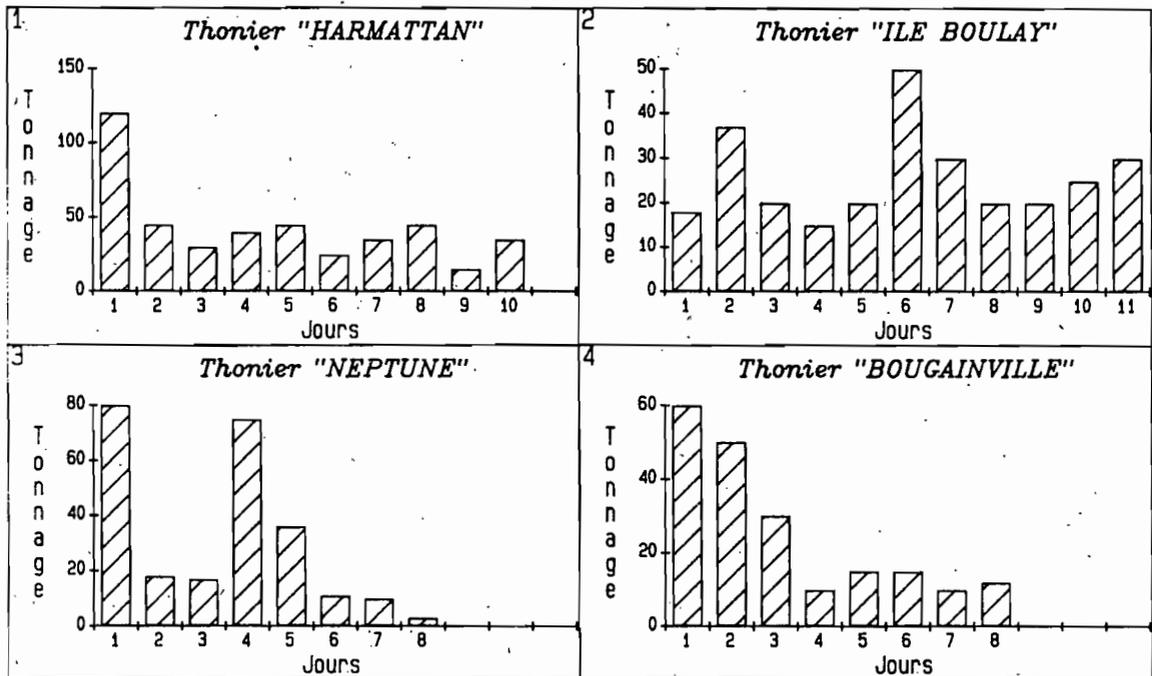
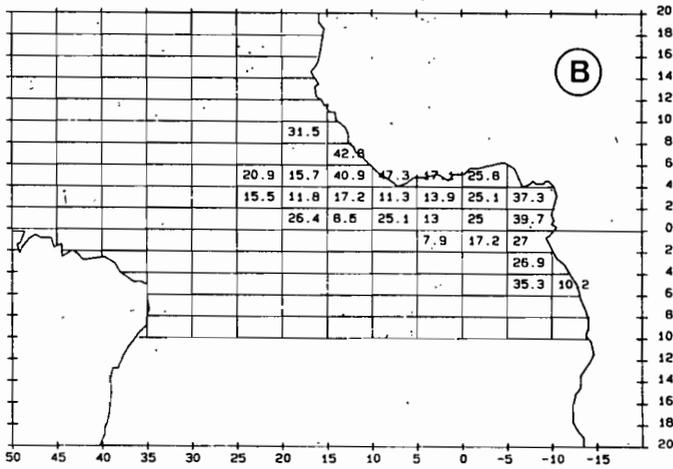


Figure 6.33 Séquences de pêches de thonidés associées à une charogne pour quatre thoniers senneurs.

(c) Association avec le thonier

Une autre forme de pêche particulièrement spectaculaire est celle où le thonier joue lui-même le rôle d'un DCP. Il arrive parfois au lever du soleil, au moment où le thonier s'apprête à remettre en pêche, qu'un banc de thons soit plaqué sous la coque du navire. Ce type d'association est relativement rare; d'après notre fichier, près de 3% des calées ont été effectuées de cette façon (tableau 6.14 et figure 6.26). Cependant, ce type d'association favorise de façon significative un faible taux de coups nuls (par rapport à un banc libre) pour les bancs de "listaos" comme pour les bancs mixtes; pour les bancs d'"albacôres", ce taux de coup nul est même le plus bas relevé (tableau 6.15), mais il n'est pas statistiquement différent de celui relevé pour un banc libre. Quant aux prises moyennes par calée (tableau 6.15) et aux prises par classe de taille des calées, le thonier se comporte comme un DCP (figures 6.28, 6.29 et 6.30).

Cette forme de pêche est mise à profit par les canneurs qui opèrent dans la région de Dakar. Il arrive très fréquemment qu'un canneur pêche plusieurs jours de suite sur le même banc de thonidés "collé" à sa coque. Lorsque ses câles sont pleines le canneur va "céder" son banc à un autre canneur qui à son tour pêchera le banc jusqu'à la fin de sa marée. Un même banc de thons peut ainsi être exploité en continuité pendant plusieurs mois par deux bateaux se relayant, le phénomène d'aggrégation des thons sous le bateau concentrant plus d'individus qu'il n'en est capturé.

6.1.7.6. Conclusions

Le chapitre montre bien la fréquence et l'importance pour la pêche thonière de la région, des associations entre bancs de thons et divers objets et/ou animaux marins.

Différentes questions demeurent posées :

- pourquoi les thons sont-ils attirés par des corps flottants inertes ou vivants ?
- Y a-t-il de "bonnes épaves" et quelle sont les causes de l'existence de celles-ci ?
- existe-t-il une relation entre la taille d'un DCP et la quantité de poisson pêché ?
- la mise en place de réseaux d'épaves artificielles, dérivantes ou mouillées sur des hauts fonds, pourrait-elle accroître l'efficacité des flottilles thonières dans certaines régions ?
- quel est l'impact de l'existence de ces épaves sur les stratégies d'exploration des thoniers et donc sur les efforts de pêches effectifs des senneurs ?

Seule la mise en oeuvre de nouvelles recherches orientées spécialement sur ces thèmes pourront apporter des réponses à ces questions qui demeurent malheureusement négligées dans les recherches habituellement recommandées par l'ICCAT.

6.1.8 Les parasites des thonidés majeurs (albacore, listao et patudo)

6.1.8.1. Introduction

La description de l'infestation parasitaire des thons est souvent utilisée comme critère de différenciation de stocks ou groupes de poissons (Mackenzie, 1983); nous reviendrons dans un autre chapitre sur cet aspect de son utilisation dans l'Océan Atlantique (Baudin-Laurencin, 1974; Lardeux, 1980).

Dans ce chapitre purement descriptif, nous ne donnerons pas non plus la liste exhaustive des parasites des trois principales espèces de thons (albacore, listao et patudo) capturées dans l'Atlantique tropical oriental.

Cette liste spécifique concernant une zone géographique restreinte serait d'ailleurs extrêmement sujette à caution pour les raisons suivantes :

- la systématique des très nombreuses espèces de parasites susceptibles d'infester les thons est encore très imparfaite et les critères d'identification des espèces très variables d'un auteur à l'autre; la même espèce de parasite trouvée à des endroits différents pourrait donc être signalée sous des appellations variées et apparaître à plusieurs reprises dans cette liste.

- l'importance des travaux de recherche concernant les parasites de l'albacore, du listao et du patudo dans le golfe de Guinée est très inégale pour chacune de ces espèces et souvent limitée ; il serait donc nécessaire de faire des emprunts à des ouvrages qui ne concernent pas cette zone, voire des descriptions faites sur des thons d'un autre océan (Pacifique ou Indien) pour que cette liste soit aussi exhaustive que possible.

Outre les incertitudes systématiques déjà mentionnées, ces emprunts reviendraient alors à admettre un très large cosmopolitisme des espèces de parasites ; ce cosmopolitisme supposé serait une hypothèse apparemment peu défendable, puisque de nombreux travaux tendent au contraire à postuler l'existence de parasites typiques à certaines régions (Baudin-Laurencin, 1974; Lardeux, 1980; Mackensie, 1983; Lester et al., 1985) et à utiliser ces parasites comme marqueurs biologiques.

En ce qui concerne la dénomination des différents parasites observés sur l'albacore, le listao ou le patudo nous renverrons donc le lecteur aux ouvrages spécialisés sur le sujet, dont entre autres : Silas, 1967 ; Silas et Ummerkutty, 1967; Bane, 1969; Baudin-Laurencin, 1971, 1972 et 1974; Bussieras, 1972; Watertor, 1973; Lardeux, 1980 ...).

Nous ne mentionnerons donc ici que quelques aspects très généraux des connaissances sur l'infestation parasitaire des trois espèces ainsi que certains parasites particulièrement répandus ou facilement observables.

6.1.8.2. Albacore et patudo

Les travaux concernant l'infestation parasitaire de ces deux espèces, en ce qui concerne plus particulièrement la zone tropicale orientale de l'Atlantique, sont relativement nombreux comparés à ce qui existe sur le listao dans l'Atlantique en général.

La première note sur les parasites de l'albacore et du patudo de l'Atlantique tropical oriental remonte à 1962 (Rossignol et Repelin, 1962 et 1962a); par la suite plusieurs documents décrivent aussi des infestations parasitaires dues à des espèces bien précises de parasites (Bussieras et Aldrin, 1965 et 1967; Bussieras et Baudin-Laurencin, 1970; Bussieras, 1972; Baudin-Laurencin, 1972 ...). Ce n'est qu'à partir de 1969 qu'un certain nombre d'auteurs se sont attachés à essayer de recapituler l'ensemble des parasites connus infestant l'albacore sur les côtes d'Afrique de l'Ouest (Bane, 1969; Baudin-Laurencin, 1971; Bussieras et Baudin-Laurencin, 1973; Baudin-Laurencin, 1974; Lardeux, 1980).

Il ressort de ces différents travaux que les parasites de l'albacore et du patudo sont souvent communs à ces deux espèces, à une exception bien établie près que nous verrons plus loin. Au total une cinquantaine d'espèces de parasites ont été plus ou moins clairement identifiées. Ces espèces sont soit des crustacés (copépodes), soit pour leur grande majorité des vers ou helminthes : trématodes monogènes et digènes, cestodes, nématodes, acantocéphales. De nombreuses espèces sont encore mal identifiées en raison notamment du fait qu'elles n'ont été observées qu'à des stades de larves ou d'immatures et aussi en raison des nombreuses incertitudes qui existent encore quant à la systématique de ces espèces en général.

Toutes les parties du corps ou des viscères sont susceptibles d'être parasitées. Il semble par ailleurs que le taux d'infestation augmente avec la taille des individus, même si pratiquement toutes les espèces de parasites reconnues chez les adultes ont été aussi observées sur de jeunes albacores ou patudos (Baudin-Laurencin, 1971).

Si l'hypothèse selon laquelle l'abondance de certaines espèces de parasites est caractéristique de zones bien déterminées n'est qu'imparfaitement démontrée, il semble établi que la présence du ver parasite *Nasicola Klawei* (Monogène, capsalidae) dans les fosses nasales soit bien spécifique à l'albacore. Ce parasite et son utilisation potentielle pour distinguer les jeunes albacores des jeunes patudos a été signalé pour la première fois par Rossignol et Repelin (1962 et 1962a); parfois décrits sous les noms de *Tristoma sp.* (Rossignol et Repelin, op. Cit.), de *Caballerocotyla klawei* (Bussieras et Aldrin, 1967), sa désignation en tant que *Nasicola klawei* semble la seule valable selon Baudin-Laurencin, (com. pers.) et d'après les travaux de Yamaguti (1968). Ce parasite est très généralement observable par paires sur les muqueuses des capsules nasales de pratiquement tous les albacores (des plus petits aux plus grands capturés) et absent de celles du patudo. Ceci explique que la présence de ce parasite soit utilisé comme critère de différenciation spécifique entre l'albacore et le patudo, dans certaines clés de détermination des espèces (Blache et al., 1970).

Comme autre parasite souvent observé par les pêcheurs, nous signalerons les crustacés copépodes du genre *Pennella* et plus précisément *P. crassicornis* identifié par Baudin-Laurencin (1971). Ce parasite situé extérieurement dans les muscles dorsaux des albacores (et peut-être aussi des patudos) a l'apparence d'un tube cylindrique de plusieurs centimètres de long et de quelques millimètres de diamètre, ce qui conduit parfois un observateur non averti à le confondre avec une marque posée par des scientifiques.

Enfin nous signalerons que l'aspect de gelée que prend quelque fois la chair de l'albacore a parfois été attribué à l'action de protozoaires parasites (myxosporidies) du genre *Chloromyxum*; cependant des bactéries peuvent parfois être à l'origine de ce phénomène (Baudin-Laurencin, com. pers.).

6.1.8.3. Listao

Les travaux de recherches sur l'infestation parasitaire du listao de l'Atlantique en général, et à fortiori sur les listaos de la zone intéressée par cet ouvrage (Atlantique tropical oriental) sont extrêmement rares; de plus et à notre connaissance les observations qui ont été faites sont limitées à des genres ou familles de parasites bien précis (Simmons, 1969) ou bien n'intéressent que partiellement le listao. Il est donc inévitable de se tourner vers les travaux qui concernent les océans Pacifique et Indien (Silas, 1967; Silas and Ummerkutty, 1967; Yamaguti, 1968 et 1970; Chen and Yang, 1973; Cressey and Cressey, 1980) pour avoir un aperçu global des espèces susceptibles d'infester le listao dans ces océans et par extension dans l'océan Atlantique.

Comme dans le cas de l'albacore et du patudo, le nombre des espèces reconnues comme parasites du listao s'élève à une cinquantaine; certaines de ces espèces parasitent aussi l'albacore et d'autres thons. Ces parasites appartiennent aux familles déjà mentionnées pour l'albacore et le patudo à savoir: crustacés (copépodes), helminthes (trématodes, cestodes, nématodes, acantocéphales) et peuvent être observés sur ou dans toutes les parties du corps et des viscères de listao.

6.1.8.4. Conclusion

Outre les nombreuses incertitudes qui existent encore dans la systématique des parasites eux-mêmes, de nombreux points restent à éclaircir quant à l'inventaire de la faune parasitaire des thons et à l'effet des parasites sur la biologie (comportement, reproduction, croissance, mortalité...) des différentes espèces infestées. Il semble par ailleurs que dans certaines conditions quelques parasites des thons soient susceptibles d'infester l'homme, surtout dans le cas d'une consommation sans cuisson préalable, mais ces cas semblent très rares.

6.1.9. Les mélanges d'espèces au sein des bancs de thons

6.1.9.1. Introduction

L'analyse des livres de bord révèle que les mélanges d'espèces sont très fréquents dans les bancs qui sont exploités par les pêcheries thonières de surface (canneurs et senneurs, paragraphe 6.1.7). Les échantillons prélevés lors des débarquements montrent en outre que les informations notées par les patrons de pêche dans leurs livres de bord ne permettent guère de quantifier le mélange des espèces dans les calées; les petits albacores et patudos sont notamment très souvent déclarés comme des listaos.

Le problème de la composition spécifique des bancs est pourtant important en matière d'aménagement du fait que toute réglementation sur une espèce pourra agir sur les autres espèces de thonidés présentes et exploitées dans les mêmes bancs. Les seules données fiables pour étudier la composition spécifique des bancs seront celles recueillies par des scientifiques embarqués comme observateurs à bord des bateaux de pêche. Celles-ci portent sur deux flottilles : celle des canneurs basées à Téma, et celle des senneurs français et espagnols.

Les premières observations ont été publiées par Kume (1986), les secondes, non publiées à ce jour, correspondent à l'ensemble des observations scientifiques faites à bord des senneurs français et espagnols de 1981 à 1983, principalement dans le cadre de l'année listao.

6.1.9.2. Les canneurs de Téma

Les résultats concernant cette flottille (Kume, 1986) ont été obtenus à partir d'un échantillonnage dont la zone est située de part et d'autre du méridien de Greenwich et comprise entre l'équateur et les côtes d'Afrique (figure 6.34). Les thons capturés par les canneurs de Téma sont presque exclusivement des thons de petite taille d'une longueur inférieure à 60 cm (figure 6.35). La représentation graphique de la fréquence des bancs exploités selon leur composition spécifique (figure 6.36) montre qu'il existe une certaine variabilité de ces fréquences avec une dominance des bancs plurispécifiques. Les bancs mixtes incluant les trois espèces sont en moyenne les plus fréquents (61%) ; viennent ensuite les bancs mixtes de listao et d'albacore (25%), puis les bancs purs de listao (moyenne 11.6%) ; les bancs ayant d'autres compositions sont rares (moins de 3%).

6.1.9.3 Senneurs

Les seules informations détaillées sur la composition spécifique des coups de senne est celle fournie par les observateurs scientifiques embarqués sur les senneurs français, ivoiriens et espagnols de 1980 à 1983. La composition spécifique d'un échantillon de 244 coups de senne positifs (incluant les rejets) est ainsi connue dans le détail. Cet échantillon correspond à la capture de près de 4000 tonnes de thons (45,1% d'albacore, 46,1% de listao, 2,3% de patudo, 5,8% de divers) dont les lieux de capture sont indiqués sur la figure 6.37. Le bilan résumé de ces observations

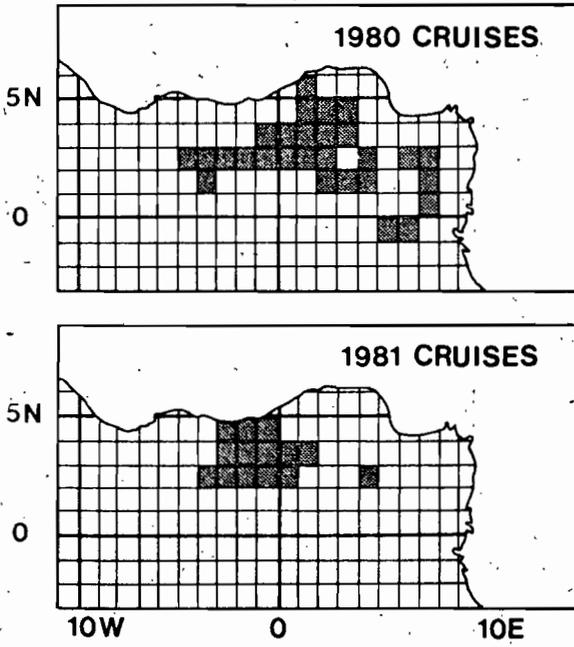


Figure 6.34 Zones de pêche échantillonnées en 1980 et 1981 par les canneurs japonais ayant à leur bord un observateur scientifique. (d'après Kumé, 1986).

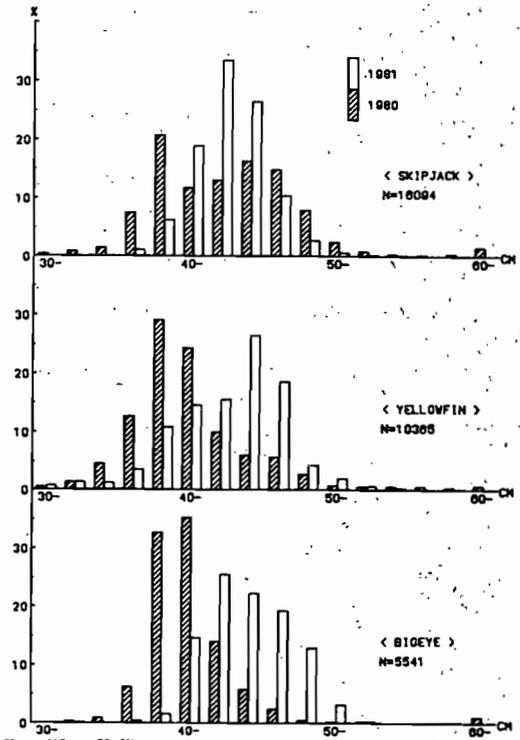


Figure 6.35 Distributions de fréquence de tailles des albacores, listaos et patudos capturés sur les canneurs japonais ayant à leur bord un observateur scientifique en 1980 et 1981 (d'après Kumé, 1986).

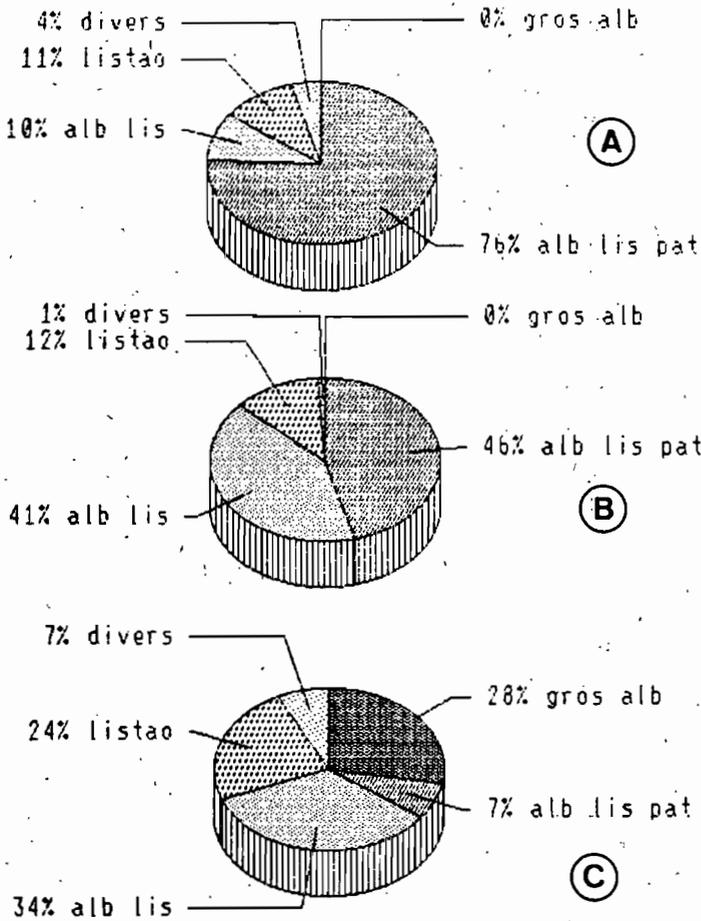


Figure 6.36 Compositions spécifiques des captures enregistrées par les observateurs scientifiques embarqués à bord des:

- a) canneurs japonais, en 1980
- b) canneurs japonais, en 1981
- c) senneurs FIS et espagnols, de 1980 à 1982.

(tableau 6.17) montre l'importance de la fréquence des bancs ne contenant que de gros albacores (25% de l'échantillon), ou que des listaos (25%). Les bancs purs de petits albacores (5.5%), de patudos (un seul banc observé) ou de germons (trois bancs observés), sont par contre rares; ceux contenant diverses espèces en mélange sont les plus fréquents avec 41.3% des observations.

6.1.9.3 Discussion des résultats

Il semble exister une certaine analogie entre les observations faites sur les canneurs et les senneurs : la fréquence des bancs mixtes est importante pour les deux engins. Si l'on considère les mêmes gammes de taille pour les poissons capturés par les canneurs et par les senneurs (en excluant donc les calées pures de gros albacores réalisées seulement par les senneurs), il y a 89% de bancs exploités par les canneurs et 57,4% de ceux exploités par les senneurs de l'échantillon qui sont un mélange de diverses espèces. On note que les bancs de listaos purs sont plus fréquents dans l'échantillonnage des senneurs (33,3 % en excluant les gros albacores) que dans celui des canneurs (11,6%). Les bancs mixtes comprenant les trois espèces sont par contre plus rares chez les senneurs (12,7% des observations excluant les gros albacores) que chez les canneurs (61% des observations).

Ces différences dans les proportions des types de bancs peuvent être interprétées de diverses manières :

- tout d'abord les zones de pêche des deux engins sont très différentes (figure 6.34 et 6.37).

- en outre la composition spécifique déduite, comme ici, par l'analyse des captures réalisées par les canneurs ou les senneurs, ne correspond pas nécessairement à celle existant réellement au sein des bancs dans l'océan; la sélectivité de chaque engin de pêche peut en effet jouer et donner une image biaisée de la composition spécifique réelle des bancs.

- on ne peut pas exclure, enfin, la possibilité que les observateurs embarqués sur les senneurs aient parfois mal identifié les petits patudos en les confondant avec des albacores; en effet le faible pourcentage de patudos (2.3%) noté par les observateurs embarqués est bien inférieur à celui que l'on observe dans les débarquements (7,0% en 1981). Cette différence est d'autant plus surprenante que les zones de pêche des captures réalisées pendant la présence des observateurs sont en moyenne celles où les patudos sont le plus abondants (voir figure 4.12). Dans cette hypothèse d'une mauvaise identification spécifique des patudos il faudrait reconsidérer la présente analyse en tenant compte du fait que sous l'appellation "petits albacores" de petits patudos peuvent être inclus.

6.2. THONIDES MINEURS ET ESPECES VOISINES

6.2.1 Introduction

Dans l'Atlantique tropical-oriental, la biologie des thonidés mineurs et espèces voisines est très peu étudiée. Cela tient au peu d'importance généralement accordée à ces espèces, et aux difficultés d'échantillonnage des débarquements des pêcheries artisanales, principales pêcheries à exploiter ces espèces.

Pour la plupart de ces espèces, les conclusions obtenues proviennent essentiellement des travaux de Postel (1950). Toutefois, divers aspects relatifs à la biologie (reproduction, croissance), ont pu être complétés notamment pour la thonine et à des degrés moindres pour les autres espèces.

Nous présenterons ici les conclusions des études portant sur les différentes composantes de la reproduction, de la croissance, et de l'écologie de chacune des espèces dans la zone. Cependant il apparaît que

Tableau 6.17 Fréquence des types de bancs observés sur les senneurs.

TYPE DE BANC	Nombre de calées par classe de poids (tonnes)									TOTAL	
	0-19	10-19	20-29	30-39	40-49	50-59	60-69	70-79	80+	Nb.	Tonnes
gros albacores	24	18	9	6	1	0	0	0	3	61	1084.8
petits albacores	8	2	2	0	0	0	0	1	0	13	161.5
listao	35	12	7	1	0	2	1	1	2	61	918.6
albacore+listao	28	27	7	7	2	1	0	2	1	75	1315.7
patudo	1	0	0	0	0	0	0	0	0	1	5.0
albacore+patudo	1	0	0	0	0	0	0	0	0	1	9.0
germon	3	0	0	0	0	0	0	0	0	3	9.0
alb.+list.+pat.	12	6	1	0	2	1	0	0	0	22	286.3
autres	3	2	1	1	0	0	0	0	0	7	99.0
total	115	67	27	15	5	4	1	4	6	244	3888.9

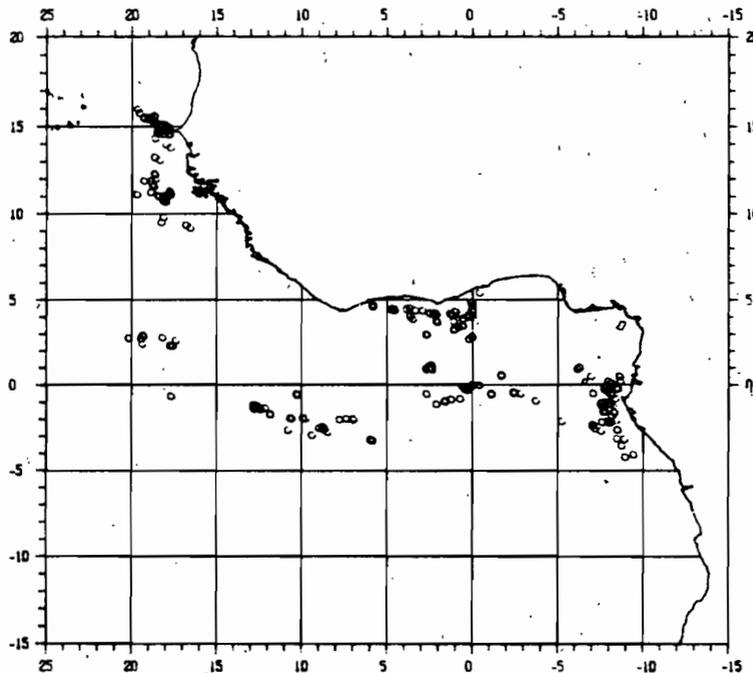


Figure 6.37 Répartition géographique des coups de senne échantillonnés par les observateurs embarqués de 1980 à 1982 sur les senneurs FIS et espagnols.

même en certains points où les analyses sont les plus poussées un important travail de recherches reste à faire sur ces espèces qui sont de plus en plus exploitées dans la zone.

6.2.2 Thonine (Euthynnus alleteratus)

6.2.2.1. Reproduction

6.2.2.1.1. Sexualité

Chez la thonine, les sexes sont séparés, les gonades mâles ont un poids relatif supérieur aux gonades femelles. Postel (1955), Diouf (1980).

6.2.2.1.2. Maturation des gonades

Frade et Postel (1955) ont réalisé des coupes de glandes génitales chez les thonines de différentes tailles pêchées au Cap Vert. Ils notent que la spermatogénèse est très active en mars chez les mâles. Elle se généralise de juin à septembre. Les produits sexuels ne sont pas émis en une seule fois; la ponte est fractionnée. Le processus de maturation des gonades femelles évolue avec l'augmentation de la taille des ovocytes; la maturation s'étend de juin à août.

6.2.2.1.3. Taille à la première maturité

La taille à la première maturité de la thonine a souvent été définie comme la taille du plus petit individu observé en état de ponte (Postel, 1955; Marchal, 1963), mais aussi comme la taille à laquelle 50 % des individus sont capables de se reproduire (Diouf, 1980). Les résultats obtenus en Atlantique tropical oriental et dans le golfe de Guinée sont représentés dans le tableau ci-dessous. Cette taille, dans la zone, est d'environ 42 cm pour les mâles et pour les femelles.

AUTEURS ZONE	Postel (1955) CapVert(Sénégal)	Marchal (1963) golfe de Guinée	Chur (1975) golfe de Guinée	Diouf(1980) Sénégal
Mâles	386 mm	442-447 mm	440 mm	410 mm
Femelles	397 mm		428 mm	430 mm

6.2.2.1.4. Périodes et zones de reproduction

Au Sénégal, Diouf (1980), à partir des variations du RGS, fixe la période de reproduction de mai à novembre avec deux maxima : en juin et septembre-octobre. La période de ponte des jeunes femelles (mai-novembre) serait plus étalée que celle des individus âgés. (fig. 6.39). Dans le golfe de Guinée, la reproduction s'étend d'octobre à juin (Marchal 1963; Kazanova. 1960; Alekseev et Alekseeva, 1979; Rudomiotkina, 1985). Frade (1955) et Da Costa et Frade (1958) trouvent que les thonines de Sao Thomé et Principe se reproduisent d'octobre à décembre. Au sud du golfe de Guinée, les observations sont encore très fragmentaires. Toutefois au Congo, et en Angola, la reproduction s'observe de janvier à juin (Chur, 1977; Rudomiotkina, 1985).

La thonine se reproduit pendant la période de l'année où les eaux sont chaudes et salées et il apparait au vu des différentes conclusions que la période de ponte semble être d'autant plus longue que la saison chaude est plus étendue. Par ailleurs, la ponte s'effectue dans les zones côtières de

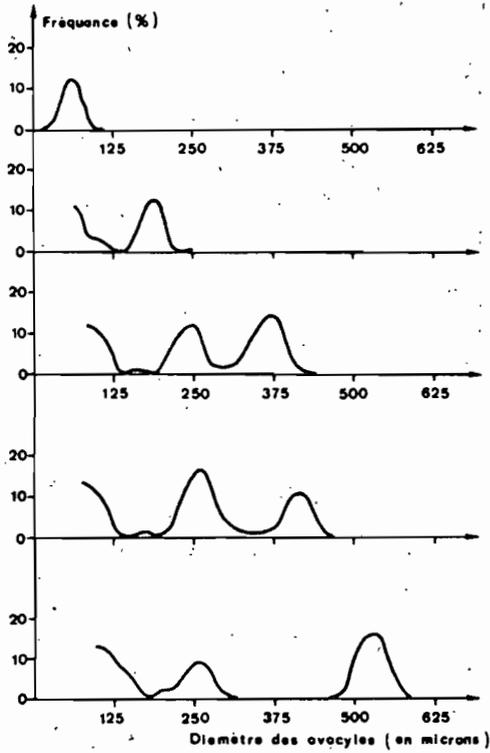


Figure 6.38 Phases de maturation des ovocytes de thonine (Euthynnus alletteratus).

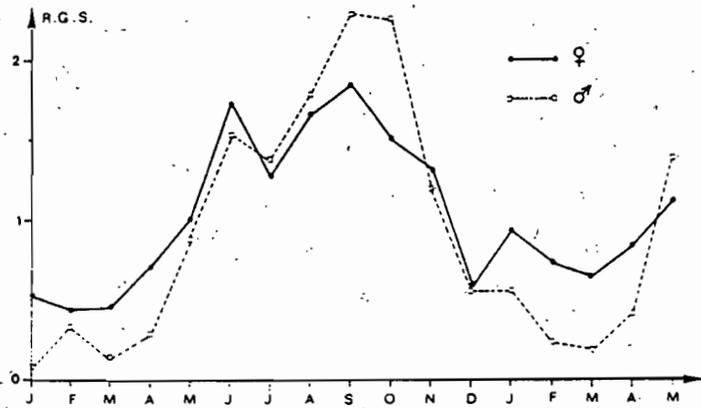


Figure 6.40 Evolution du RGS moyen mensuel chez les mâles et les femelles de thonine.

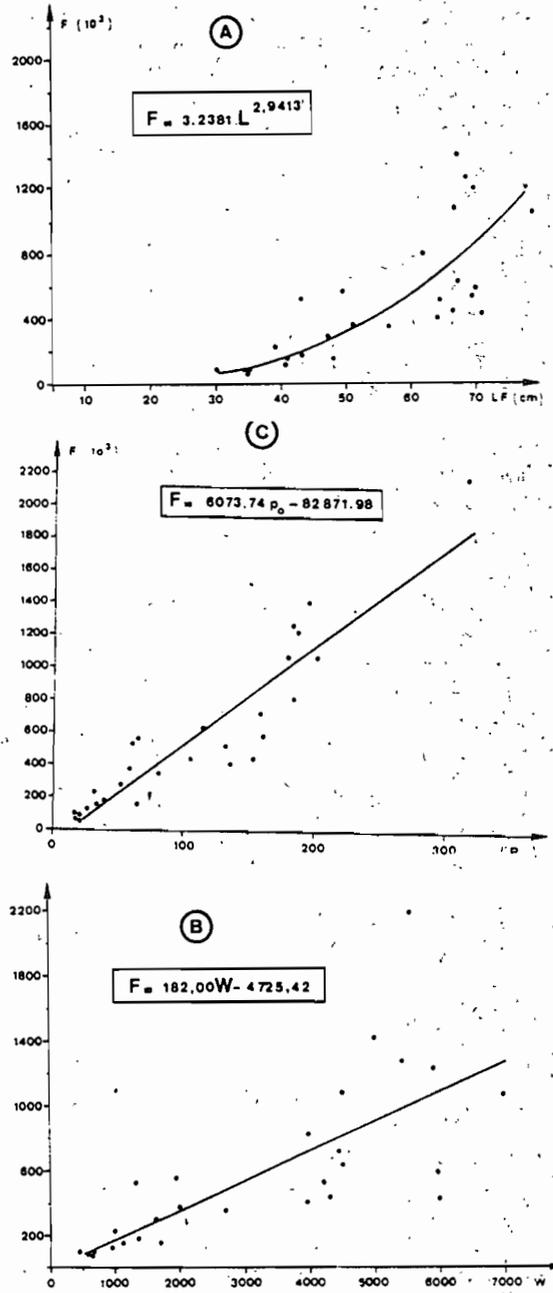


Figure 6.39 Thonine (Euthynnus alletteratus), relations:

- a) fécondité (F) - longueur à la fourche (LF)
- b) fécondité (F) - poids du corps (P)
- c) fécondité (F) - poids des ovaires (Po)

l'ensemble de la zone de distribution des adultes (Conand, 1968; Caverivière et al., 1976 et 1980)

6.2.2.1.5. Fécondité

La fécondité partielle individuelle, définie comme le nombre d'ovocytes du dernier mode présents dans l'ovaire juste avant un acte de ponte, varie de 70000 à 2200000 oeufs dans l'intervalle de taille échantillonné (300 à 785 mm) des thonines capturées au Sénégal (Diouf, 1980). Le nombre d'émissions d'oeufs dans l'année est encore inconnu, aussi la fécondité totale individuelle est indéterminée. Les relations fécondité partielle, longueur des femelles, poids des femelles et poids des ovaires à partir d'un échantillon de 28 individus pêchés au Sénégal ont été établies par Diouf (1980) (figure 6.40).

6.2.2.1.6. Sex-ratio

Le sex-ratio des thonines capturées au Sénégal montre que globalement (toutes tailles confondues) le nombre de mâles est égal au nombre de femelles quelque soit le mois considéré (Postel, 1955; Diouf, 1980) (figure 6.41). Chur (1973) à partir des échantillons collectés dans l'Atlantique tropical oriental, a estimé qu'il y a plus de mâles que de femelles, mais il est probable qu'il y ait des imprécisions dans la détermination des sexes surtout chez les jeunes individus. Le sex-ratio en fonction de la taille montre que la proportion de femelles diminue avec la taille (Postel, 1955; Diouf, 1980). Au delà de 810 mm tous les individus examinés sont des mâles (Diouf, 1980), figure 6.42. Il n'y a pas d'informations pour le golfe de Guinée.

6.2.2.2. Croissance

6.2.2.2.1. Croissance en longueur

Postel (1955) a entrepris une étude de la croissance à partir de l'analyse des distributions de fréquence de taille de 906 individus pêchés au Sénégal. Cayré et Diouf (1980, 1983) ont déterminé l'âge et la croissance des thonines pêchées dans la même zone à partir de coupes transversales du premier rayon de la nageoire dorsale. Vialov et al., (1985) ont étudié à partir de la même technique, la croissance des thonines pêchées en Atlantique tropical-est (figure 6.43); ces différents résultats sont présentés dans le tableau 6.18. Ils sont très comparables pour les âges compris entre 1 et 3 ans mais sont très différents de ceux de Postel (1955) notamment au delà de un an. Ces divergences sont dues aux méthodes employées. La méthode de Petersen appliquée par Postel sur des échantillons provenant de la zone sénégalaise ne donne pas de bons résultats en raison de la mauvaise représentation des individus de tailles intermédiaires dans ses échantillons.

Le taux de croissance actuellement estimé pour la thonine est d'environ 8 cm/an de 1 à 5 ans ; à partir de cet âge ce taux n'est que de 3 cm/an (Cayré et Diouf, 1983).

6.2.2.2.2. Longévité

Le plus grand spécimen mesuré en Atlantique tropical oriental est de 960 mm de longueur à la fourche (Diouf, 1980). Dans la même zone, Cayré et Diouf (1983) ont montré qu'un individu de 802 mm aurait 8 ans. La longévité de la thonine peut donc être estimée à environ une dizaine d'années.

6.2.2.3. Rassemblement en bancs

Les thonines se regroupent en bancs de forme elliptique pouvant avoir 30 m de longueur de grand axe (Marchal, 1963) ou forment des concentrations de plus de 100 m de diamètre (Chur, 1975). Ces bancs peuvent être purs ou

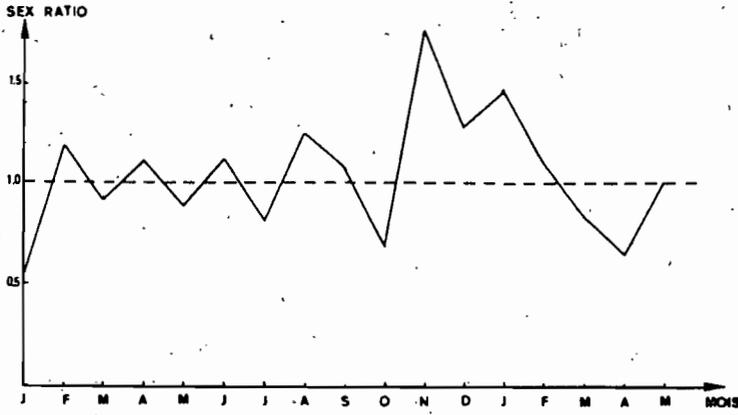


Figure 6.41 Variations mensuelles du sex ratio chez la thonine.

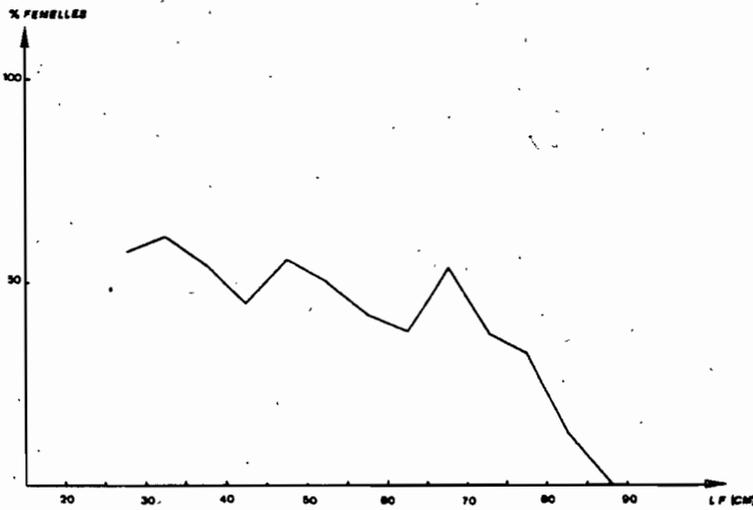


Figure 6.42 Variations du pourcentage de femelles en fonction de la taille chez la thonine.

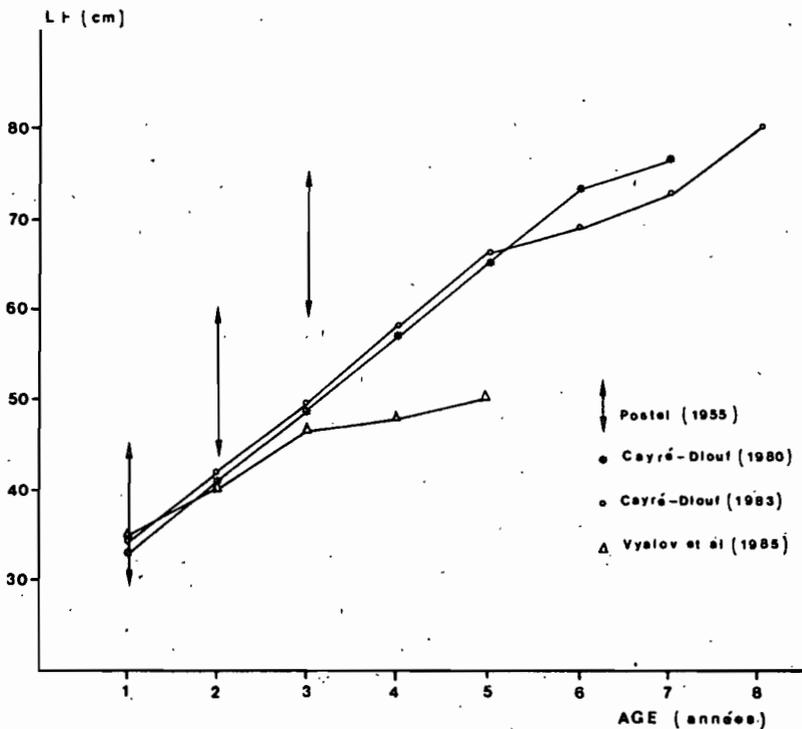


Figure 6.43 Courbe de croissance de la thonine (Euthynnus aletteratus) obtenues par différents auteurs par diverses méthodes (cf. texte).

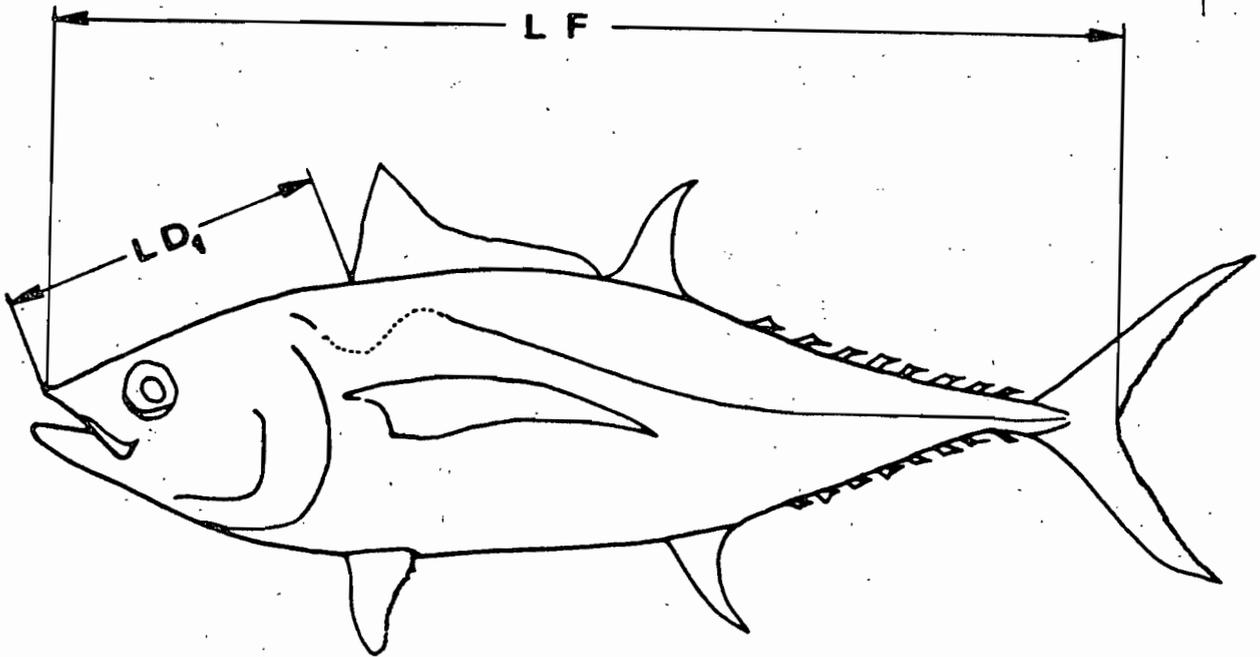


Figure 6.44. Méthodes de mensuration des thonidés :
 LF = longueur à la fourche
 LD₁ = longueur pré dorsale

Tableau 6.18 Relation entre l'âge et la taille de la thonine (*Euthynnus alletteratus*) de l'Atlantique tropical oriental obtenues par différents auteurs selon diverses méthodes.

AUTEURS	POSTEL (1955)	CAYRE et DIOUF (1981)	CAYRE et DIOUF (1983)	VYALOV et al., (1985)
METHODES	PROGRESSION MODALE	LECTURE DIRECTE	LECTURE DIRECTE	LECTURE DIRECTE
AGES (années)	LF (cm)	LF (cm)	LF (cm)	LF (cm)
1	< 30	32.9	33.4	34.6
2	30-45	41.1	41.9	40.4
3	45-60	49.2	49.6	46.9
4	60-75	57.4	58.3	48.3
5	> 75	65.6	66.2	50.3
6		73.6	69.3	
7		77.0	73.1	
8			80.2	

mixtes; dans la zone située au large du Sénégal, les thonines sont souvent associées à des bonites à dos rayé en saison froide et à des auxides et des maquereaux bonites en saison chaude (Diouf, 1980). Les bancs plurispécifiques de thonidés (albacore, listao, patudo) de petite taille de la zone côtière du golfe de Guinée comportent de la thonine, alors que dans la zone extérieure du holfe et dans les eaux du large, la thonine y est absente. Aucune analyse fine de la taille des bancs n'a été faite, mais à partir des coups de senne réalisés au Sénégal, et d'après Marchal (1963), il semble que la taille du banc est d'autant plus petite que la taille des individus qui le composent est plus grande.

6.2.2.4. Nutrition et comportement alimentaire

La thonine a une nourriture très variée et s'intéresse à toutes les proies qui se présentent à elle, bien qu'elle manifeste une certaine préférence pour les espèces pélagiques (Postel, 1955; Marchal, 1963; Klawe, 1961; Diouf, 1980). Toutefois, il semble que le régime alimentaire varie selon la taille de la thonine; Chur (1975), Bullis (1967), Wicklund (1968) ont décrit chez la thonine, les techniques d'approche et d'attaque des proies. Ils notent que l'alimentation se fait pendant le jour.

6.2.2.5. Prédateurs

Les prédateurs de la thonine sont les requins et les grands pélagiques (grands thonidés, marlins et voiliers...). Les formes larvaires et les juvéniles sont rencontrés dans les estomacs de gros albacores (Postel, 1954; Zavala Camin et Seckendorf, 1979), et de listao (Klawe, 1961). Des cas de cannibalisme sont également notés par Postel (1954), et Klawe (1961).

6.2.2.6. Parasites

Postel (1954) note que la thonine est parasitée par divers copépodes et trématodes localisés dans la cavité générale et dans les branchies. Il note que c'est l'espèce la plus parasitée parmi les thons qu'il a examinés. Mis à part ces observations anciennes et très incomplètes aucune étude détaillée de l'infestation parasitaire de la thonine de l'Atlantique n'a été entreprise.

6.2.2.7. Physiologie et réponses au stimuli

Carey et al. (1974) ont montré que les thons, dont la thonine, possèdent un système leur permettant de conserver la chaleur métabolique ce qui explique que la température centrale de leur corps soit plus élevée que celle de l'eau environnante (cf. 6.1.6). Toutefois, Sharp et Dizon (1978) ont montré que ce système de chaleur est moins développé chez la thonine que chez les autres grands thonidés tropicaux (albacore, listao et patudo : paragraphe 6.1.6).

La thonine présente un phototactisme positif pour les intensités modérées, et négatif pour les intensités plus fortes. L'espèce réagirait aussi à des sons complexes de basse fréquence, ce phénomène aurait des effets sur la formation des bancs et l'attraction des mattes (Roux, 1960; Bercy, 1985).

6.2.2.8. Association avec épaves

Wickham et al., (1973) ont montré que les thonines ne sont pas attirées par les épaves en mer, mais plutôt par la présence d'organismes dont elle se nourrissent qui sont attirés par ces épaves. Des rassemblements de thonines s'observent autour des épaves de bateaux situées à quelques milles de la côte, en face de Dakar (Diouf, 1985).

6.2.3. Auxide (Auxis sp.)

6.2.3.1. Reproduction

6.2.3.1.1. Sexualité

Comme chez tous les scombridés, les sexes sont séparés et il n'existe aucun caractère extérieur permettant de distinguer les mâles des femelles.

6.2.3.1.2. Maturation des gonades

Au Sénégal, Postel (1950) et Frade et Postel (1954) à partir de l'étude des index de maturité (RGS) et des coupes de gonades, ont montré qu'en décembre et avril, les individus examinés sont immatures ou en repos sexuel. En juin les spermiductes sont remplis de spermatozoïdes. Ils estiment que la maturation intervient lorsque le poids des gonades atteint 2 % du poids total du corps.

6.2.3.1.3. Taille à la première maturité

Konstantinova et Chur (1976) ont trouvé chez Auxis thazard de l'Atlantique Est que la taille à la première maturité est de 30cm ; chez Auxis rochei, elle est de 20 cm selon Chur (1977).

6.2.3.1.4. Périodes et zones de reproduction

Dans le golfe de Guinée, Caverivière et al., (1976, 1980), Alekseev et al., (1980), Rudumiotkina (1984) ont montré que l'intensité de la reproduction d' Auxis sp. est maximum pendant l'été austral (mai-juin). Elle dure d'avril à septembre en Sierra Léone, de septembre à mars au Congo et en Angola. Frade et Postel (1955), Conand (1970) notent que la période de ponte au Sénégal se situe de juin à novembre. La ponte a lieu dans les eaux chaudes ($t > 24^{\circ}\text{C}$) sur toute la zone de distribution de l'espèce, près des côtes, sur le rebord et au-dessus du plateau continental.

6.2.3.1.5. Fécondité

Les informations relatives à la fécondité en Atlantique Est proviennent des auteurs russes (Chur, 1977; Konstantinovo et Chur, 1976; Vyalov et al., 1979). Ils estiment qu' Auxis sp. a une fécondité moyenne de quelque 600000 oeufs. Par ailleurs Silas (1969) et Collette et Naunen (1983) ont trouvé que Auxis sp. peut pondre plus d'un million d'oeufs par an, mais Auxis thazard serait plus fécond qu' Auxis rochei. Auxis sp. apparaît ainsi comme une espèce très féconde ce qui pourrait expliquer les observations selon lesquelles les larves d'auxides seraient plus abondantes que toutes les autres larves de scombridés réunis (Chapman, 1960, in Williams, 1960).

6.2.3.1.6. Sex-ratio

Le sex-ratio est très peu étudié en Atlantique tropical oriental et dans le golfe de Guinée. Postel (1950) a estimé qu'au Sénégal le sex-ratio est voisin de 1.

6.2.3.2. Age et croissance

6.2.3.2.1. Croissance en longueur

La croissance de Auxis thazard a été étudiée en Atlantique équatorial par Grudtsev et Korolevich (1985) à partir de coupes de rayon épineux de la première nageoire dorsale. Ils ont établi un tableau de correspondance âge-taille à partir de lectures de coupes d'épines et à partir de l'équation de Von Bertalanffy calculée sur les données de lecture rétrocalculées de ces mêmes épines.

Age (Années)	1	2	3	4
Taille (LF cm) obtenues par lecture directe	22.86	30.41	36.66	40.36
Taille (LF cm) obtenues à partir de l'équation	22.85	30.69	36.38	40.51

L'équation de la courbe de croissance est:

$$L_t = 51.47 (1 - e^{-0.32(t-0.83)})$$

Chur (1977) a estimé que A. rochei présente une croissance plus lente que celle de A. Thazard. A un an, Auxis rochei atteindrait une taille de 17 cm. (Hotta, 1955).

6.2.3.2.2. Longévité

Morice (1953) note que la taille du plus grand individu mesuré en Atlantique tropical oriental est de 65 cm mais les individus pêchés dépassent rarement 50 cm. Toutefois, les données historiques collectées sur les senneurs opérant dans la zone montrent qu'une large gamme de tailles était exploitée, de 35 à 60 cm de longueur à la fourche. Ces observations jointes aux résultats sur la croissance suggèrent que Auxis sp. pourrait vivre environ 5 ans.

6.2.3.3. Rassemblement en bancs

Les auxides se regroupent en bancs monospécifiques composés d'individus de même taille. Ces bancs sont constitués de 100 à 300 individus selon Williams (1960) ou de plus de 1000 individus selon Wheeler et Ommaney (1959). Les bancs peuvent aussi être mixtes, associés à d'autres thonidés de même taille. En zone côtière, les auxides sont souvent associées aux thonines alors que dans les zones du large, elles forment plutôt des bancs mixtes avec les listaos, les albacores et les thons obèses juvéniles (Stretta, com. pers.). Les poissons de petite taille forment des bancs en surface et se déplacent plus rapidement que les poissons de grande taille (Morita, 1972).

6.2.3.4. Nutrition et comportement alimentaire

Très peu de données sont disponibles sur la qualité et la quantité de nourriture des auxides dans la région. Postel (1950) a trouvé des anchois dans les estomacs d'Auxis sp. examinés. Ailleurs, de nombreuses observations montrent que Auxis sp. se nourrit préférentiellement de petits pélagiques, mais aussi de crustacés, mollusques et céphalopodes. Kumaran (1964), Uchihashi (1953) ont montré que Auxis rochei trouve sa nourriture non pas seulement par la vue, mais aussi grâce à sa ligne latérale.

6.2.3.5. Prédateurs

Les études menées dans le pacifique notamment, ont montré que Auxis sp. aux différents stades de son développement représente une fraction importante de la nourriture des thonidés majeurs (Olson, 1982). En Atlantique tropical oriental, Postel (1955) a rencontré des auxides dans les estomacs d'albacore et de thonine pêchés au large de Dakar. Williams (1960) a trouvé en Afrique orientale des spécimens d'Auxis thazard dans l'estomac de Makaïre. Collette et Nauen (1983) signalent de fréquents cas de cannibalisme. Klawe (1963) note que les tailles des auxides trouvés dans les estomacs des thonidés varient de 60 à 125 mm, mais qu'elles peuvent atteindre plus de 320 mm dans ceux des prédateurs de grande taille, (Watanabe, 1964).

6.2.3.9. Mortalité naturelle

Aucune donnée n'est disponible en Atlantique oriental. Cependant, compte tenu de l'importance des larves rencontrées et de l'apparente abondance des adultes dans la zone, on peut estimer que la mortalité naturelle larvaire doit être élevée, d'autant plus que plusieurs études ont montré que les larves et juvéniles d'Auxis sont les proies fréquentes des grands prédateurs pélagiques.

6.2.4. Bonite à dos rayé (Sarda sarda)

6.2.4.1. Reproduction

6.2.4.1.1. Sexualité

Chez la bonite à dos rayé les sexes sont séparés. Toutefois, un cas d'hermaphrodisme a été observé chez cette espèce en méditerranée (Rey com.pers.).

6.2.4.1.2. Maturation des gonades

Frade et Postel (1955) à partir de coupes histologiques de gonades d'individus capturés au Sénégal, ont montré que chez les mâles, la spermatogenèse, généralisée de février à avril est encore active en juin, les spermiductes étant, pour la plupart, remplis de spermatozoïdes. Chez les femelles, les oeufs en cours de ponte en février-mars montrent un comblement des follicules vides et la résorption de nombreux oeufs atrésiques dont on ne trouve plus que des vestiges en avril. La ponte est fractionnée et l'intervalle de temps entre les émissions successives est encore très mal connu. Pour Rey et al. (1983), il y aurait deux émissions par an en Atlantique nord-est.

6.2.4.1.3. Taille à la première maturité sexuelle

La taille à la première maturité, définie comme le plus petit spécimen observé en état de ponte, est de 392 mm chez les mâles et 370 mm chez les femelles (Postel, 1955).

6.2.4.1.4. Périodes et zones de reproduction

Postel (1955) et Frade et Postel (1955) ont montré, à partir de l'évolution de l'index de maturité (RGS) et de coupes histologiques des ovaires de bonite à dos rayé, que la période de reproduction au Sénégal se situe de décembre à mai; elle est plus active en janvier et en avril. Elle est en avance (novembre à mai), et donc plus longue, chez les individus âgés. Pour le golfe de Guinée on ne dispose pas d'informations. La ponte a lieu généralement près des côtes.

6.2.4.1.5. Fécondité

La fécondité de Sarda sarda est très peu étudiée dans la zone. Postel (1955) a estimé qu'elle est de 900000 oeufs pour un individu de 60 cm pêché au Sénégal. Ces résultats sont très proches de ceux trouvés par Rey et al., (1983) chez les individus de même taille en Atlantique nord-est.

6.2.4.1.6. Sex-ratio

A partir d'échantillons recueillis au large du Sénégal, Postel (1955) trouve que le nombre de mâles est identique à celui des femelles quelque soit la taille des individus considérés. Il n'y a pas de données pour le golfe de Guinée.

6.2.4.2. Croissance

6.2.4.2.1. Croissance en longueur

Postel (1955) à partir de l'analyse des fréquences de taille de 852 bonites à dos rayé pêchées au Sénégal a obtenu la relation âge-taille suivante:

Poissons de moins de un an	taille inférieure à 45 cm
Poissons de 1 à 2 ans	45 - 60 cm
Poissons au dessus de 2 ans	taille supérieure à 60 cm.

La croissance, extrêmement rapide au cours de la première année, ralentit ensuite pour les poissons ayant atteint la taille à la première maturité (40 cm de LF).

Rey et al., (1983) ont trouvé des résultats comparables en Atlantique nord-est, à partir des coupes des pièces osseuses ; l'équation de leur courbe de croissance est la suivante :

$$Lt = 80.87(1 - e^{-0.352(t+1.7)})$$

6.2.4.2.2. Longévité

Le plus grand spécimen rencontré en Atlantique tropical oriental à une taille de 761 mm (Fowler, 1936). Des individus d'une taille supérieure à 660 mm sont mentionnés par plusieurs auteurs (Cadenat, 1950; Postel, 1955 et Diouf, 1980). Les études les plus récentes indiquent que l'âge correspondant à ces tailles maximales observées est de 5 ans.

6.2.4.3. Rassemblement en bancs

La bonite à dos rayé est un poisson formant des bancs de dimensions variables. Les bancs les plus côtiers sont constitués d'individus de petite taille. Les bancs sont mixtes, composés de thonine et d'auxides, ou monospécifiques formés de bonite à dos rayé de même taille. Ces rassemblements peuvent être d'ordre trophique ou génétique (Rey et al., 1983). Les rassemblements autour des épaves sont également observés au Sénégal (Diouf, 1985). Les bancs peuvent se défaire et des individus originaires d'un même banc et de même classe d'âge ont pu être retrouvés dans 2 bancs différents distants de 600 milles l'un de l'autre (Rey et al., 1983).

6.2.4.4. Nutrition et comportement alimentaire

Postel (1954) a analysé les contenus stomacaux de 588 bonites à dos rayé pêchées en Atlantique et en a conclu que les clupéidés et les ammodytidés constituent la base de l'alimentation de l'espèce. La bonite à dos rayé recherche sa nourriture tôt le matin et le soir, généralement en zone côtière.

6.2.4.5. Prédateurs

Aucune étude n'a été menée dans la zone d'étude mais les grands pélagiques prédateurs, notamment les thons, sont certainement des prédateurs de bonite (Zavala Camin et Sleckendorf, 1979). Des cas de cannibalisme ont été observés en Mer Noire (Berg et al., 1949).

6.2.4.6. Parasites

Postel (1954) après autopsie de 588 bonites à dos rayé pêchées au Sénégal a montré que les larves plerocercus de Callitetrarhyncus gracilis (Rudolphi) localisées dans la cavité générale, et des adultes de Livoneca sp. dans les branchies sont des parasites connus de cette espèce.

6.2.4.9. Mortalité naturelle

Pas de données en Atlantique tropical oriental, mais Rey et al., (1983) ont estimé à 1.32 la mortalité naturelle en Atlantique nord-est à partir des données de marquage. Ces auteurs concluent toutefois que des études plus fines doivent être menées afin de mieux préciser cette valeur.

6.2.5. Maquereau bonite (Scomberomorus sp.)

6.2.5.1. Reproduction

6.2.5.1.1. Sexualité

Les sexes sont séparés. les gonades femelles ont un poids légèrement supérieur à celui des gonades mâles.

6.2.5.1.2. Maturation des gonades

Au Sénégal la période de maturité s'étend d'avril à octobre ; le RGS est alors égal ou supérieur à deux. Frade et Postel (1955) ont montré qu'au cours de la maturation, les ovocytes d'environ 280 μ en mars atteignent 600 μ en juin lorsqu'ils sont mûrs. Chez les mâles, la spermatogenèse s'amorce et se généralise à partir d'avril, les conduits séminifères sont remplis de spermatozoïdes en juin.

6.2.5.1.3. Taille à la première maturité

Postel (1955) a défini la taille à la première maturité comme la taille du plus petit spécimen dont le poids des gonades représente 2 % du poids du corps. Il a trouvé chez le mâle qu'elle est de 448 mm, et de 454 mm chez la femelle.

6.2.5.1.4. Périodes et zones de reproduction

Postel (1955) et Frade et Postel (1955) notent que la ponte au Sénégal débute en avril-mai, passe par un maximum en juin et se termine en septembre-octobre. Conand (1970) a montré que l'espèce s'y reproduit en août. Marchal a observé des mâles et femelles en reproduction en octobre au large de la Guinée. Zhudova (1969) a collecté des larves au large d'Abidjan et de Monrovia en septembre, décembre, février et mars. Le maquereau bonite se reproduit donc sur toute son aire de distribution lorsque les eaux sont chaudes.

6.2.5.1.5. Fécondité

Postel (1955) a trouvé que la fécondité maximum d'une femelle de 95 cm est d'environ 1 million d'oeufs. Cette valeur correspond à la fécondité relative individuelle. Le nombre d'émissions d'oeufs est inconnu.

6.2.5.1.6. Sex-ratio

Le nombre de femelles est largement supérieur au nombre de mâles. Postel (1955) et Diouf (1980) ont montré à partir des échantillons collectés au Sénégal que le sex-ratio est supérieur à 2. Chez les femelles, la taille varie de 402 à 975 mm, chez les mâles de 427 à 835 mm. La proportion de femelles augmente avec la taille (Postel, 1955).

6.2.5.2. Croissance

6.2.5.2.1. Croissance en longueur

La croissance en longueur du maquereau bonite a été étudiée par Postel (1955) à partir de l'analyse des distributions de fréquence de taille de 812 individus capturés au Sénégal. Il note que la taille des juvéniles de sexe indéterminé est d'une dizaine de cm fin août, elle passe à 25 cm en octobre puis à 35 cm en novembre, soit un taux de croissance d'environ 25 cm en 3 mois. A partir de la distribution de fréquence des adultes pêchés dans la même zone, Postel (1955) a estimé la croissance des mâles et des femelles:

AGE	Longueur à la fourche (cm)	
	Mâles	Femelles
< 1 an	< 50 cm	< 55 cm
1 à 2 ans	50-60 cm	55-65 cm
2 à 3 ans	60-70 cm	65-75 cm
3 à 4 ans	> 70 cm	75-85 cm
> 4 ans	" "	> 85 cm

Les femelles, dès la première année, atteignent une taille supérieure à celle des mâles, avantage qu'elles conservent par la suite d'une façon constante. Ce dimorphisme de croissance entre les mâles et les femelles a aussi été observée chez S. Cavalla (Johnson et al., 1980).

6.2.5.2.2. Longévité

Le plus grand spécimen rencontré en Atlantique tropical oriental a une longueur à la fourche de 100 cm (Diouf, 1980). Postel (1955) estime que les poissons de taille supérieure à 85 cm dans la zone ont plus de 4 ans. En l'absence d'études précises sur l'âge de S. tritor en Atlantique Est et compte tenu des conclusions ci-dessus et de la taille maximum observée, le maquereau bonite semble avoir une longévité d'au moins 5 ans.

6.2.5.3. Rassemblement en bancs

Les maquereaux bonite pêchés au Sénégal sont regroupés en bancs souvent associés à d'autres espèces; en saison chaude, ils sont pêchés en même temps que la thonine, mais aussi avec les maquereaux et chinchards dont ils sont les prédateurs. Au large de la Mauritanie, l'espèce est associée à la palomette (Orcynopsis unicolor). Aucune étude sur la taille des bancs et le déterminisme de la formation des bancs n'a été menée dans la zone d'étude.

6.2.5.4. Nutrition et comportement

S. tritor se nourrit essentiellement de clupeidés (sardinelles), de mugilidés (Mugil sp.), de carangidés et d'ammodytides (Postel, 1955).

Fagade et Olaniyan (1974) notent que l'espèce se nourrit abondamment d'ethmaloses (Ethmalosa fimbriata) dans la lagune de Lagos.

6.2.5.5. Prédateurs

Aucune information n'est disponible au niveau de la zone mais les grands pélagiques et les requins seraient des prédateurs de S. tritor.

6.2.5.6. Parasites

Postel (1955) a trouvé sur 286 maquereaux bonites pêchés au large de Dakar, des larves plerocercus de Callitetracyncus gracilis (Rudolphi) localisés dans la cavité générale des individus examinés.

6.2.6 Autres espèces

Dans ce chapitre sont regroupées les espèces pour lesquelles très peu d'informations sont disponibles dans la zone d'étude. Les résultats présentés sont, pour l'essentiel préliminaires mais constituent des références pour ceux qui s'intéresseraient aux aspects qui y sont développés.

6.2.6.1. La palomette (Orcynopsis unicolor)

Reproduction : Au Sénégal la ponte a lieu à partir de mai (Frade et Postel, 1954; Postel 1956), près des côtes. La fécondité est d'environ 600000 oeufs pour une femelle de 6 kg. (Postel, 1956). La ponte est fractionnée.

Croissance : Pas de données, mais les observations de Postel (1956) semblent montrer une différence de croissance entre les mâles et les femelles.

Longévité : Pas de données, mais la taille du plus grand individu mesuré à Dakar est de 107 cm (LF) pour un poids de 12.4 kg (Postel, 1956); il pourrait atteindre 130 cm (Seret et Opic, 1981).

Sex-ratio : Postel (1956) à partir de 189 individus examinés a montré que le sex-ratio est de 1. Les mâles ont des tailles qui varient de 67 à 104 cm, les femelles de 72 à 107 cm. En dessous de 40 cm tous sont immatures.

Nutrition et comportement alimentaire : Dans 189 estomacs examinés, Postel (1950) a montré que la palomette se nourrit de petits pélagiques côtiers (anchois, sardinelles, carangues...). La palomette chasse en surface, le sommet de la première dorsale sortant de l'eau comme l'aileron de requin.

Parasites : La palomette est parasitée au Sénégal par des larves de nématodes, des copépodes et des trématodes localisés dans la cavité générale, le foie et au niveau des pinnules (Postel, 1956).

6.2.6.2. Le wahoo (Acanthocybium solandri)

Reproduction : La reproduction aurait lieu dans les eaux chaudes. Elle débiterait en mai et s'étendrait jusqu'en août (Frade et Postel, 1954). Marchal (1961) a récolté des larves en octobre dans le golfe de Guinée.

Nutrition et comportement alimentaire : Le wahoo se nourrit principalement d'espèces pélagiques.

6.3. RELATIONS BIOMETRIQUES

Dans ce paragraphe nous nous limiterons à donner les relations biométriques les plus usuelles et les plus récentes concernant les principales espèces de thonidés abordées dans cette synthèse ; ces relations sont d'une part celles qui lient la taille et le poids de chacune des espèces, et d'autre part pour l'albacore et le patudo, celles qui lient la longueur prédorsale et la taille, ainsi que celles reliant le poids avant et après éviscération de ces deux espèces.

6.3.1. Définition des mesures utilisées

- Le poids : il s'agit du poids total du poisson entier
- Le poids éviscéré : poids du poisson mesuré après que ce dernier ait été vidé et ses branchies enlevées.
- La longueur à la fourche (LF) : c'est la distance en projection verticale, entre l'extrémité antérieure de la mâchoire supérieure et l'extrémité postérieure du rayon caudal le plus court, mesurée au creux (fourche) de la nageoire caudale (figure 6.44).
- La longueur prédorsale (LD1) : c'est la distance rectiligne entre l'extrémité antérieure de la mâchoire supérieure et la base antérieure de la première nageoire dorsale (figure 6.44).

6.3.2. Albacore et patudo

6.3.2.1. Relation taille (longueur à la fourche) - poids

- Albacore

Cette relation a été calculée par Caverivière (1976) à partir de données relevées sur des albacores congelés, réfrigérés ou frais, capturés sur l'ensemble de la zone d'étude. Cet auteur souligne qu'il n'a pas tenté d'analyser les données selon le lieu de capture des individus ou leur mode de conservation, et mentionne que des observations préliminaires ont indiqué que les variations dues à ces facteurs sont négligeables.

Cette relation s'écrit :

$$P = 2,1527 \times 10^{-5} \cdot LF^{2.976} \quad \text{avec : nombre d'observations, } n = 6487$$

Gamme de taille des individus mesurés : 32 à 172 cm (LF)
 $r = 0,99$

P = poids total en kg

LF = longueur à la fourche en cm

La clé de correspondance calculée à partir de cette relation est donnée au tableau 6.19.

- Patudo

Cette relation a été calculée par Parks et al., (1982) à partir d'échantillons provenant de l'ensemble de la zone couverte par cette synthèse, et capturés par différents engins de pêche. Malgré des analyses de covariance poussées et la mise en évidence de différences ponctuelles, aucune variation en fonction du lieu ou de l'époque de capture des échantillons n'a pu être mise en évidence. La relation globale (toutes données confondues) entre la taille et le poids s'écrit :

$$P = 2,396 \cdot 10^{-5} \cdot LF^{2.9774} \quad \text{avec } n = 3186$$

Gamme de taille des individus échantillonnés : 37-210 cm (LF)

P = poids total en kg

LF = longueur à la fourche en cm

La clé de correspondance entre la taille et le poids, calculée à partir de cette relation est donnée du tableau 6.19.

Tableau 6.19 Table de correspondance entre la taille (Longueur à La fourche, LF) et le poids (P) de l'albacore (Thunnus albacares) et du patudo (Thunnus obesus) de l'Atlantique.

Cette table a été établie à partir des relations calculées par Caverivière (1976) pour l'albacore et par Parks, Bard, Cayré, Kume et Santos (1982) pour le patudo.

LF (cm)	POIDS		LF (cm)	POIDS		LF (cm)	POIDS	
	ALBACORE	PATUDO		ALBACORE	PATUDO		ALBACORE	PATUDO
30	0.54	0.60	68	6.1	6.8	136	48.1	53.9
31	0.59	0.67	70	6.7	7.5	138	50.3	56.3
32	0.65	0.73	72	7.3	8.1	140	52.5	58.8
33	0.71	0.80	74	7.9	8.8	142	54.7	61.3
34	0.78	0.87	76	8.5	9.5	144	57.1	63.9
35	0.85	0.85	78	9.2	10.3	146	59.4	66.6
36	0.92	1.0	80	9.9	11.1	148	61.9	69.4
37	1.0	1.1	82	10.7	12.0	150	64.4	72.2
38	1.1	1.2	84	11.5	12.8	152	67.0	75.1
39	1.2	1.3	86	12.3	13.8	154	69.7	78.1
40	1.3	1.4	88	13.2	14.8	156	72.4	81.2
41	1.4	1.5	90	14.1	15.8	158	75.2	84.3
42	1.5	1.6	92	15.0	16.8	160	78.1	87.5
43	1.6	1.7	94	16.0	18.0	162	81.0	90.8
44	1.7	1.9	96	17.1	19.1	164	84.0	94.2
45	1.8	2.0	98	18.1	20.3	166	87.1	97.6
46	1.9	2.1	100	19.3	21.6	168	90.3	101.2
47	2.0	2.3	102	20.4	22.9	170	93.5	104.8
48	2.2	2.4	104	21.7	24.3	172	96.8	108.5
49	2.3	2.6	106	22.9	25.7	174	100.2	112.3
50	2.4	2.7	108	24.2	27.2	176	103.7	116.2
51	2.6	2.9	110	25.6	28.7	178	107.2	120.2
52	2.8	3.1	112	27.0	30.3	180	110.8	124.3
53	2.9	3.3	114	28.5	31.9	182	114.5	128.4
54	3.1	3.4	116	30.0	33.6	184	118.3	132.7
55	3.3	3.6	118	31.5	35.3	186	122.2	137.0
56	3.4	3.8	120	33.2	37.2	188	126.1	141.4
57	3.6	4.0	122	34.8	39.0	190	130.2	146.0
58	3.8	4.3	124	36.6	41.0	192	134.3	150.6
59	4.0	4.5	126	38.3	43.0	194	138.5	155.3
60	4.2	4.7	128	40.2	45.0	196	142.8	160.1
62	4.6	5.2	130	42.1	47.2	198	147.2	165.0
64	5.1	5.7	132	44.0	49.3	200	151.7	170.0
66	5.6	6.3	134	46.1	51.6			

6.3.2.2. Relation longueur prédorsale (LD₁) - taille (longueur à la fourche:LF)

Chez l'albacore et le patudo la mesure de la longueur prédorsale est souvent préférée à celle de la longueur à la fourche car ces deux espèces peuvent atteindre de grandes tailles et la mesure de la longueur totale est alors malaisée ou imprécise car :

- les individus sont souvent déformés ou abimés par la congélation et les différentes manipulations dont ils sont l'objet - les gros individus sont difficiles à manipuler

- la queue des albacores et patudos est parfois coupée pour faciliter le stockage.

Il est donc très courant de pratiquer les mensurations de longueur prédorsale, celles-ci sont ensuite converties en longueur à la fourche à l'aide des relations suivantes :

- Albacore

Relation établie par Caverivière (1976) à partir d'albacores capturés dans l'ensemble de la zone couverte par cette synthèse :

$$LF = 1,9011.LD_1^{1.177} \quad \text{avec } n = 3139$$

Gamme de longueur prédorsale (LD₁) des individus observés : 10-50 cm (LD₁).

$$r = 0,99$$

LD₁ = longueur prédorsale en cm.

LF₁ = longueur à la fourche en cm

La clé de correspondance LD₁ - LF calculée à partir de cette relation est donnée au tableau 6.20.

- Patudo

La relation LD₁ - LF a été établie par Champagnat et Pianet (1974), à partir d'échantillons de patudos capturés par les pêcheries de surface (canneurs et senneurs) dans la région allant du Sénégal à l'Angola:

$$LF = \left(\frac{LD_1 + 21,45108}{5,28756} \right)^2 \quad \text{avec } n = 2858$$

Gamme de longueur prédorsale (LD₁) des individus observés : 13-48 cm

$$r = 0,99$$

LD₁ = longueur prédorsale en cm

LF₁ = longueur à la fourche en cm

La table de correspondance entre la longueur prédorsale (LD₁) et la longueur à la fourche (LF) calculée à partir de cette relation est donnée au tableau 6.20.

6.3.2.3. Relation poids éviscéré (PE) - poids (P)

Il est d'usage dans certaines pêcheries et notamment dans les pêcheries palangrières de vider les poissons et de leur ôter les branchies avant de procéder à leur stockage (congélation). Lorsque les bateaux reviennent à terre pour débarquer leurs captures, le poids de celles-ci correspond donc à des poissons éviscérés ; il est alors nécessaire, afin d'harmoniser les données des statistiques de prise, de les exprimer en poids vif avant éviscération des individus. Les relations entre le poids éviscéré (PE) et le poids vif (P) de l'albacore et du patudo de l'Atlantique tropical oriental ont été calculées par Woo Il Choo (1976), à partir de poissons capturés dans le golfe de Guinée :

- Albacore

$P = 1,0837 PE + 1,4827$ avec $n = 79$

Gamme de taille des individus observés = 104-163 cm (LF), (soit P de 22 à 83 kg)

$r = 0,99$

P = Poids total des individus en kg

PE = Poids des individus après éviscération et ablation des branchies, (en kg)

- Patudo

$P = 1,1097 PE + 1,0352$ avec $n = 39$

Gamme de taille (LF) des individus observés : 86-179 cm (Soit P de 14 à 123 kg)

$r = 0,99$

P = Poids total en kg

PE = Poids éviscéré, branchies enlevées en kg.

Une table de correspondance sommaire entre le poids vif (P) et le poids éviscéré (PE), calculée à partir de ces relations, est donnée par Woo Il Choo (1976) :

PE (kg)	10	30	50	70	90	110	130	150
P (kg) Albacore	12,3	34,0	55,7	77,3	99,0	120,7	142,4	164,0
P (kg) Patudo	12,1	34,3	56,5	78,7	100,9	123,1	145,3	167,5

Pour convertir l'ensemble du poids éviscéré en poids vif, correspondant à la capture de plusieurs poissons dont on ne connaît pas les poids individuels, on peut utiliser les taux suivants (Woo Il Choo, 1976) :

- Albacore : $P = 1,128 PE$

- Patudo : $P = 1,130 PE$

avec P = Poids des individus entiers en kg

PE = Poids des individus éviscéré et sans branchies, en kg

6.3.3. Relation longueur-poids du listao

Cette relation a été calculée par Cayré et Laloë à partir d'un très important échantillon d'individus ($n = 14140$) provenant de différentes zones de l'Atlantique Est et Ouest incluant très largement l'ensemble de la zone couverte par cette synthèse. Des diverses analyses et comparaisons faites par Cayré et Laloë, il ressort qu'il n'y a pas de différence de relation taille - poids entre les sexes (exception faite des individus immatures) ; par ailleurs si des différences entre zones ont été mises en évidence elles sont difficiles à interpréter, ce qui a conduit les auteurs à adopter une relation taille-poids unique pour l'ensemble des listaos de l'Atlantique. Cette relation s'écrit :

$P = 7,480 \cdot 10^{-6} \cdot LF^{3,2526}$ avec $n = 14140$

Gamme de taille des individus échantillonnés : 32-78 cm (LF)

$r = 0,98$

P = poids total des individus entiers en kg

LF = longueur à la fourche en cm

Tableau 6.20

Table de correspondance entre la longueur prédorsale (LD1) et la longueur à la fourche (LF) de l'albacore et du patudo de l'Atlantique. Cette table a été établie à partir des relations calculées par Caverivière (1976) pour l'albacore et par Champagnat et Pianet (1974) pour le patudo.

Tableau 6.21

Table de correspondance entre la longueur à la fourche et le poids du listao (*Katsuwonus pelamis*) de l'Atlantique. Cette table a été calculée d'après la relation calculée par Cayré et Laloë (1986).

LD1 (cm)	LONGUEUR FOURCHE (en cm)	
	ALBACORE	PATUDO
10	28.6	35.4
11	32.0	37.7
12	35.4	40.0
13	38.9	42.5
14	42.5	45.0
15	46.1	47.5
16	49.7	50.2
17	53.4	52.9
18	57.1	55.7
19	60.8	58.5
20	64.6	61.5
21	68.4	64.5
22	72.3	67.5
23	76.2	70.7
24	80.1	73.9
25	84.0	77.2
26	88.0	80.5
27	92.0	84.0
28	96.0	87.5
29	100.1	91.0
30	104.1	94.7
31	108.2	98.4
32	112.3	102.2
33	116.5	106.0
34	120.7	110.0
35	124.8	114.0
36	129.1	118.1
37	133.3	122.2
38	137.5	126.4
39	141.8	130.7
40	146.1	135.1
41	150.4	139.5
42	154.7	144.0
43	159.1	148.6
44	163.4	153.2
45	167.8	157.9
46	172.2	162.7
47	176.6	167.6
48	181.1	172.5
49	185.5	177.5
50	190.0	182.6
51	194.5	187.7
52	198.9	193.0
53	203.5	198.3
54	208.0	203.6
55	212.5	209.1

LF (cm)	POIDS (kg)	LF (cm)	POIDS (kg)
30	0.48	66	6.2
31	0.53	67	6.5
32	0.59	68	6.8
33	0.65	69	7.2
34	0.72	70	7.5
35	0.79	71	7.9
36	0.86	72	8.2
37	0.94	73	8.6
38	1.0	74	9.0
39	1.1	75	9.4
40	1.2	76	9.8
41	1.3	77	10.2
42	1.4	78	10.7
43	1.5	79	11.1
44	1.7	80	11.6
45	1.8	81	12.1
46	1.9	82	12.6
47	2.1	83	13.1
48	2.2	84	13.6
49	2.4	85	14.1
50	2.5	86	14.7
51	2.7	87	15.2
52	2.9	88	15.8
53	3.0	89	16.4
54	3.2	90	17.0
55	3.4	91	17.6
56	3.6	92	18.3
57	3.8	93	18.9
58	4.1	94	19.6
59	4.3	95	20.3
60	4.5	96	21.0
61	4.8	97	21.7
62	5.1	98	22.4
63	5.3	99	23.2
64	5.6	100	23.9
65	5.9		

La table de correspondance entre la taille et le poids du listao, calculée à partir de cette relation est donnée au tableau 6.21.

6.3.4. Relation taille-poids des thonidés mineurs et espèces voisines

6.3.4.1. Thonine (Euthynnus alletteratus)

Cette relation a été calculée par Diouf (1980) à partir d'échantillons provenant essentiellement de la région sénégalaise (13° nord à 16° nord) :

$$P = 1,377 \cdot 10^{-5} \cdot LF^{3,035} \quad \text{avec } n = 1808$$

Gamme de taille des individus échantillonnés : 20-90 cm (LF)
r = 0,99
P = Poids en kg
LF = Longueur à la fourche en cm

La table de correspondance (taille-poids) calculée à partir de cette relation est donnée au tableau 6.22.

6.3.4.2. Auxide (Auxis thazard et Auxis rochei)

La seule relation disponible est celle calculée par Lenarz (1974) à partir d'un échantillon contenant sans distinction des exemplaires d'Auxis thazard et d'Auxis rochei :

$$P = 2,80 \cdot 10^{-7} \cdot LF^{4,13514} \quad \text{avec } n = 50$$

Gamme de taille des individus échantillonnés : 30-45 cm (LF)
P = Poids total en kg
LF = Longueur à la fourche en cm

La table de correspondance (taille-poids) calculée à partir de cette relation figure au tableau 6.22.

6.3.4.3. Bonite à dos rayé (Sarda sarda)

Cette relation a été calculée pour cette synthèse avec les données recueillies par Diouf (1980) sur des échantillons provenant essentiellement de la zone sénégalaise (13° nord-16° nord) :

$$P = 9,337 \cdot 10^{-6} \cdot LF^{3,103} \quad \text{avec } n = 372$$

Gamme de taille des individus échantillonnés : 19-64 cm (LF)
r = 0,98
P = Poids total en kg
LF = longueur à la fourche en cm

La table de correspondance (taille-poids) calculée à partir de cette relation est donnée au tableau 6.22.

6.3.4.4. Maquereau bonite (Scomberomorus tritor)

Cette relation a été calculée pour cette synthèse à partir des données recueillies par Diouf (1980) sur des échantillons provenant de la région sénégalaise (13° nord-16° nord) :

$$P = 1,170 \cdot 10^{-5} \cdot LF^{2,926} \quad \text{avec } n = 615$$

Gamme de taille des individus observés : 6-79 cm (LF)
r = 0,99
P = poids total en kg
LF = longueur à la fourche en cm.

La table de correspondance (longueur-poids) calculée à partir de cette relation est donnée au tableau 6.22.

Tableau 6.22 Table de correspondance entre la longueur à la fourche et le poids de 5 espèces de thonidés mineurs; les relations qui ont servi à calculer cette table sont extraites de: Diouf (1980) pour la thonine (*Euthynnus alletteratus*), de Lenarz (1974) pour l'auxide (*Auxis thazard*); les autres relations résultent de calculs originaux effectués pour cette synthèse.

LF (ca)	POIDS (en kg)				
	THONINE	AUXIDE	BONITE A RAYE	MAQUEREAU BONITE	PALOMETTE
20	0.12	0.07	0.10	0.09	0.17
21	0.14	0.08	0.12	0.11	0.20
22	0.16	0.10	0.14	0.12	0.23
23	0.19	0.12	0.16	0.14	0.26
24	0.21	0.14	0.18	0.16	0.29
25	0.24	0.17	0.20	0.18	0.33
26	0.27	0.20	0.23	0.20	0.36
27	0.30	0.23	0.26	0.22	0.40
28	0.34	0.27	0.29	0.25	0.45
29	0.38	0.31	0.32	0.28	0.49
30	0.42	0.36	0.36	0.31	0.54
31	0.46	0.41	0.40	0.34	0.59
32	0.51	0.47	0.44	0.37	0.65
33	0.56	0.53	0.48	0.41	0.71
34	0.61	0.60	0.53	0.45	0.77
35	0.67	0.68	0.58	0.49	0.83
36	0.73	0.76	0.63	0.53	0.90
37	0.79	0.86	0.69	0.58	0.97
38	0.86	0.96	0.75	0.62	1.0
39	0.93	1.1	0.81	0.68	1.1
40	1.00	1.2	0.87	0.73	1.2
41	1.1	1.3	0.94	0.78	1.3
42	1.2	1.4	1.0	0.84	1.4
43	1.2	1.6	1.1	0.90	1.5
44	1.3	1.8	1.2	0.97	1.6
45	1.4	1.9	1.3	1.0	1.7
46	1.5	2.1	1.3	1.1	1.8
47	1.6	2.3	1.4	1.2	1.9
48	1.7	2.5	1.5	1.3	2.0
49	1.9	2.7	1.6	1.3	2.1
50	2.0	3.0	1.7	1.4	2.2
51	2.1	3.2	1.9	1.5	2.4
52	2.2	3.5	2.0	1.6	2.5
53	2.4	3.8	2.1	1.7	2.6
54	2.5	4.1	2.2	1.8	2.8
55	2.6	4.4	2.3	1.9	2.9
56	2.8	4.7	2.5	2.0	3.1
57	2.9	5.1	2.6	2.1	3.2
58	3.1	5.5	2.8	2.2	3.4
59	3.3	5.9	2.9	2.3	3.6
60	3.4	6.3	3.1	2.5	3.7

LF (ca)	POIDS (en kg)				
	THONINE	AUXIDE	BONITE A RAYE	MAQUEREAU BONITE	PALOMETTE
61	3.6	6.8	3.2	2.6	3.9
62	3.8	7.2	3.4	2.7	4.1
63	4.0	7.7	3.6	2.8	4.3
64	4.2	8.2	3.8	3.0	4.5
65	4.4	8.8	3.9	3.1	4.7
66	4.6	9.4	4.1	3.3	4.9
67	4.8	10.0	4.3	3.4	5.1
68	5.0	10.6	4.5	3.6	5.3
69	5.2	11.2	4.7	3.7	5.5
70	5.5	11.9	5.0	3.9	5.7
71	5.7	-	-	4.1	6.0
72	6.0	-	-	4.2	6.2
73	6.2	-	-	4.4	6.5
74	6.5	-	-	4.6	6.7
75	6.8	-	-	4.8	7.0
76	7.0	-	-	5.0	7.2
77	7.3	-	-	5.2	7.5
78	7.6	-	-	5.4	7.8
79	7.9	-	-	5.6	8.1
80	8.2	-	-	5.8	8.3
81	8.5	-	-	6.0	8.6
82	8.9	-	-	6.2	8.9
83	9.2	-	-	6.5	9.2
84	9.5	-	-	6.7	9.6
85	9.9	-	-	7.0	9.9
86	10.2	-	-	7.2	10.2
87	10.6	-	-	7.5	10.5
88	11.0	-	-	7.7	10.9
89	11.4	-	-	8.0	11.2
90	11.8	-	-	8.2	11.6
91	12.2	-	-	8.5	12.0
92	12.6	-	-	8.8	12.3
93	13.0	-	-	9.1	12.7
94	13.4	-	-	9.4	13.1
95	13.8	-	-	9.7	13.5
96	14.3	-	-	10.0	13.9
97	14.7	-	-	10.3	14.3
98	15.2	-	-	10.6	14.7
99	15.7	-	-	11.0	15.1
100	16.2	-	-	11.3	15.5

6.3.4.5. Palomette (Orcynopsis unicolor)

Cette relation a été calculée pour cette synthèse à partir des données publiées par Postel (1956); les individus qui ont servi à établir cette relation proviennent essentiellement de la région sénégalo guinéenne et de celle des îles du Cap Vert (10° nord - 18° nord, 24° ouest - 16° ouest) :

$$P = 4,0978 \cdot 10^{-5} \cdot LF^{2.795} \quad \text{avec } n = 189$$

Gamme de taille des individus observés : 29-107 cm (LF)

r = 0.99

P = Poids total en kg

La table de correspondance (longueur-poids) calculée à partir de cette relation est donnée au tableau 6.22.

ANNEXE 1 (CHAPITRE 6)

ECHELLES MACROSCOPIQUES DE MATURITE.

ALBACORE

(d'après Albaret, 1977)

Stade I.1 (Immature sexe indéterminé) : Les gonades sont réduites à un mince cordon blanc ou rose opalescent de quelques millimètres de large.

Stade I.2 (Immature sexe déterminé) :

Mâles : gonades un peu plus développées, de section triangulaire ou en croissant, blanchâtres.

Femelles : Ovaires, blancs - rosés, de section ronde ou ovale Albaret souligne que "à ces deux stades, quelque soit le sexe, les gonades sont fermes et la vascularisation superficielles n'est pas apparente.

Stade II (Début de maturation) : Chez les femelles l'ovaire s'aggrandit (20 à 30 cm de long), coloration du rose vineux au jaune pâle, consistance de molle à souple mais assez ferme, vascularisation légèrement développée.

Stade III (en maturation) : Ovaires bien développés, de couleur jaune - orangé, consistance molle, vascularisation bien étendue, ovocytes visibles après incision de l'ovaire.

Stade IV.1 (en maturation avancée, pré-ponte) : Les ovaires occupent la quasi totalité de la cavité abdominale, très vascularisés, couleur jaune-orangé vif à orangé-rouge, moins mous qu'au stade III ; les ovocytes sont gros et bien visibles à travers la paroi ovarienne. Chez les mâles les testicules sont très gros et blancs, le sperme coule à la moindre pression exercée sur les gonades. Stade IV.2 (ponte) : Stade très fugace, dont les caractéristiques sont similaires à celles du stade IV.1. Une pression exercée sur les ovaires ou sur l'abdomen fait sortir les oeufs.

Stade V (post-ponte) : L'ovaire jaune-orangé ou rouge vineux est mou ou même flasque.

Stade VI (repos sexuel saisonnier) : Ovaires de taille réduite, flasques et mous, jaune-orangés pâles ou encore rouge vineux.

LISTAO

(d'après Cayré, 1981 ; Cayré et Farrugio, 1986)

Stade 0 : Immatures - Les gonades se présentent sous la forme de minces rubans, le sexe n'est pas identifiable à l'oeil nu.

Stade I : Le sexe est identifiable bien que les gonades soient toujours très minces.

Femelles : Gonades roses pâles, translucides, de forme allongée et subcylindrique.

Mâles : Gonades très minces et aplaties en forme de ruban, l'artère testiculaire est cependant bien visible dans la partie médiane.

Stade II :

Femelles : C'est le stade comprenant le tout début de la maturation et également la période de repos sexuel. Les gonades sont toujours de forme

subcylindrique et de couleur rose à beige. Une légère vascularisation commence à être visible à leur surface. Aucun ovocyte n'est visible en transparence.

Mâles : L'artère testiculaire est bien visible, les gonades sont plus épaisses (section en forme de croissant), et de couleur blanchâtre.

Stade III :

Femelles : Les ovocytes sont visibles par transparence de la paroi ovarienne. Gonades bien développées, à ce stade la maturation est bien avancée ; la vascularisation s'est étendue.

Mâles : Gonades bien développées, de couleur blanchâtre, une légère piqure dans leur épaisseur, suivie d'une pression, fait sortir un peu de liquide spermatique.

Stade IV :

Femelles : C'est le stade de maturité ultime précédant la ponte, voire le stade de ponte lui-même. Les gonades sont à leur taille maximum ; les ovocytes, très visibles, sont translucides. Une pression sur un ovaire à ce stade fait sortir les ovocytes de l'ovaire comme s'il s'agissait d'une ponte.

Mâles : Ici aussi les gonades ont atteint leur taille maximum ; des rougeurs peuvent être visibles à leur surface. Une simple pression fait jaillir le liquide spermatique ; ce dernier s'écoule parfois seul et on peut l'observer sur les poissons avant dissection.

Stade V :

Femelles : C'est le stade qui suit la ponte, l'aspect des gonades peut être variable selon que la ponte a eu lieu récemment (aspect de sacs vides très vascularisés), qu'elle remonte à un certain temps (aspect de stade III) ou que le poisson entre en repos sexuel (aspect de stade II).

Mâles : mêmes remarques que pour les femelles ; les gonades sont flasques et rougeâtres, avec un peu de liquide séminal non évacué si l'émission spermatique a eu lieu très récemment.

PATUDO

(d'après Gaikov, 1983)

Stade I (juvénile) : Gonades extrêmement minces en forme de ruban. Le sexe n'est pas déterminable.

Stade I (Immature) : Gonades mieux développées mais toujours aplaties. Le sexe est déterminable par une observation attentive.

Stade II (début de maturation) : Ovaires bien développés quelques ovocytes sont visibles à travers la paroi ovarienne. Les testicules des mâles sont de section triangulaire ; pas de liquide spermatique dans le canal spermatique.

Stade III (maturation avancée) : Ovaires très développés, ovocytes bien visibles. Du sperme s'écoule si les testicules sont piqués ou pressés.

Stade IV (fin de maturation, ponte) : Les ovaires ont atteint leur développement maximal ; les ovocytes se détachent facilement des follicules ou sont présents dans l'oviducte. Le liquide spermatique s'écoule librement des testicules.

Stade V (post-ponte) : Les ovaires contiennent des ovocytes résiduels murs encore intacts ou à différents stades de résorption. Les testicules sont mous, sanguinolents, de couleur rougeâtre ou grise ; le spermiducte peut encore parfois contenir du sperme.